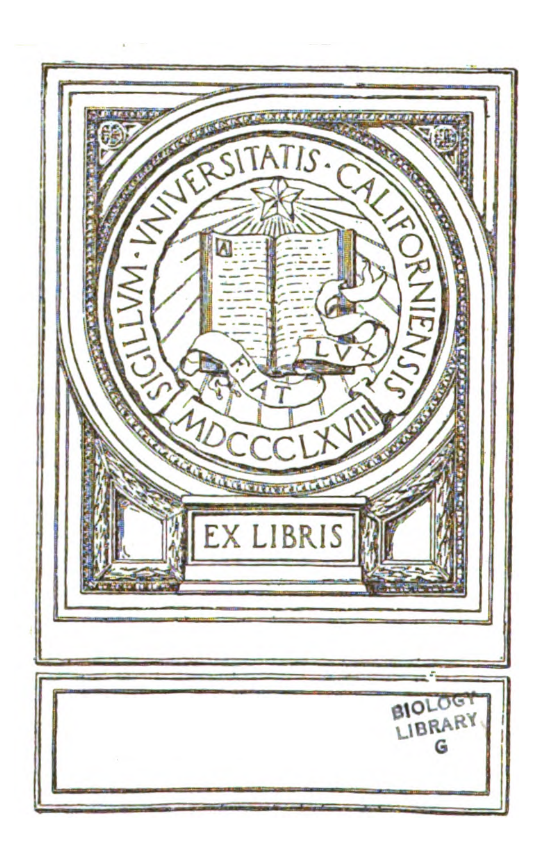
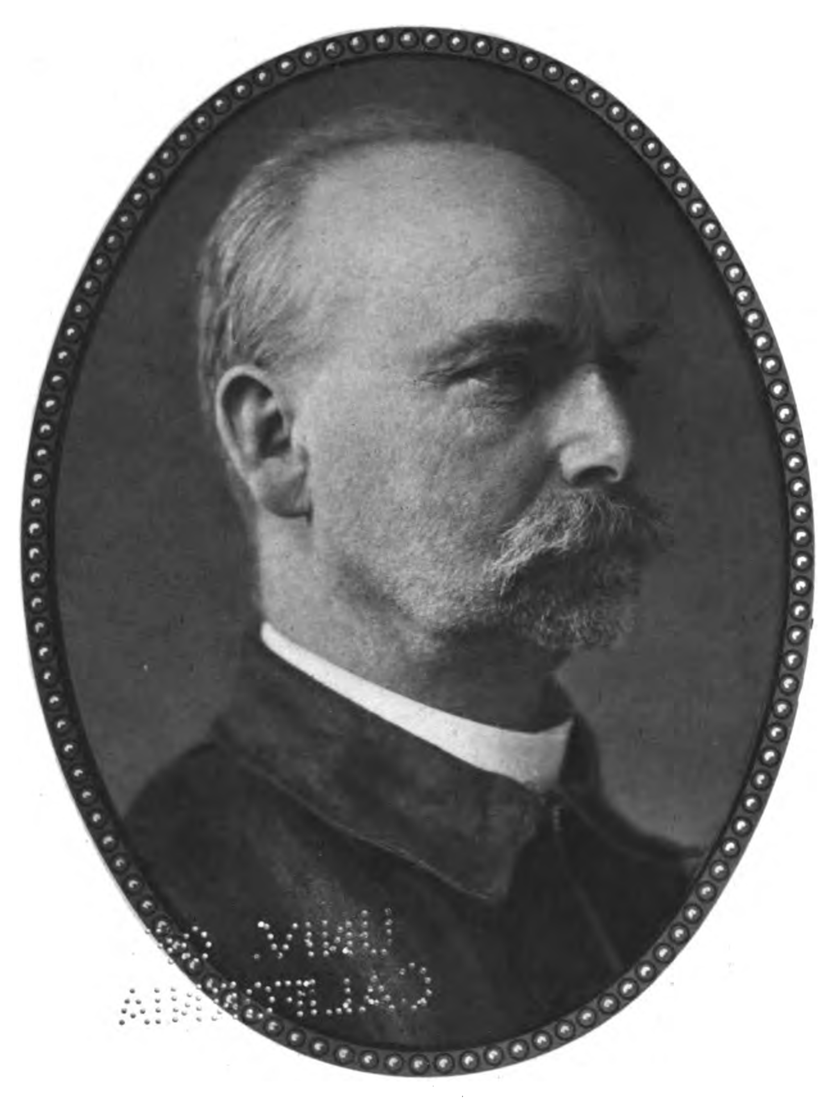





SIGILLVM · VNIVERSITATIS · CALIFORNIENSIS
LVX
FIAT
MDCCCLXVIII
EX LIBRIS





R Fick

Gravüre u Druck Meisenbach Riffarth & Co. A.-G. Leipzig

JAHRBUCH FÜR
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
Zweite Abteilung

ZEITSCHRIFT FÜR MIKROSKOPISCH-ANATOMISCHE FORSCHUNG

UNTER MITWIRKUNG VON

Prof. Dr. BOEKE in Utrecht, Prof. Dr. FELIX in Zürich, Prof. Dr. FICK in Berlin, Prof. Dr. HAMMAR in Upsala, Prof. Dr. HELD in Leipzig, Prof. Dr. KEIBEL in Berlin, Prof. Dr. SCHAFFER in Wien, Prof. Dr. SOBOTTA in Bonn

*

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. H. STIEVE

HALLE a. S.

*

FÜNFTER BAND

FESTSCHRIFT FÜR RUDOLF FICK

MIT 336 TEXTFIGUREN, 8 TAFELN UND EINEM TITELBILD



1926

AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M. B. H.

LEIPZIG

RUDOLF FICK

ZU SEINEM 60. GEBURTSTAGE

AM 24. HORNUNG 1926

GEWIDMET VON

SCHÜLERN UND FREUNDEN

Verehrter, lieber Kollege und Freund!

Ihre Schüler und Freunde wollten Ihren sechzigsten Geburtstag nicht vorübergehen lassen, ohne Ihnen als Zeichen ihres Dankes und ihrer Verehrung eine Gabe darzubringen. So ist diese Festschrift entstanden, welche ich die Ehre habe Ihnen zu überreichen. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, Ihre Verdienste und Ihre wissenschaftlichen Leistungen im einzelnen zu würdigen. Ihre Schüler wissen Sie als gewissenhaften, ja aufopfernden Leiter und Führer zu schätzen und auch in den Nöten der Prüfung sind Sie ihnen stets ein treuer und verständnisvoller Berater gewesen.

Wissenschaftlich sind es zwei Gebiete gewesen, denen Sie Ihre Aufmerksamkeit und Ihre Forschungsarbeit gewidmet haben.

Vor allem die Mechanik von Skelet und Muskulatur beim Menschen und auch bei Säugern. Dann die Vorgänge bei der Befruchtung und die Rolle welche die Kernteilungsvorgänge bei dieser und bei der Vererbung spielen.

Die Ergebnisse Ihrer Forschungen über die Skelett- und Muskelmechanik haben Sie außer in vielen bedeutenden Einzeldarstellungen in drei großen Bänden niedergelegt, die die Grundlagen auf diesem gerade für den Praktiker so wichtigen Gebiet bilden. Das von Ihnen gelegte Fundament wird da unverrückt bleiben.

In der Vererbungslehre haben Sie sich eine selbständige, von der herrschenden Ansicht abweichende Meinung gebildet und diese kampfesfreudig und tapfer vertreten.

Möge Ihnen, das ist unser aller Wunsch, Arbeitskraft und Arbeitsfreude noch lange erhalten bleiben und es Ihnen vergönnt sein, in Lehre und Forschung noch manches Jahr segensreich und vorbildlich zu wirken.

Berlin, den 24. Hornung 1926

Fr. Keibel.

Benzon, Broman. W. Fick, Friedel, Grosser, Graf Haller, J. A. Hammar, H. Held, Keyl, Kniepkamp, Fr. Kopsch, Mair, von Möllendorff, Peter, Patzelt, Röthig, S. Schumacher, H. Stieve, Thorsch, H. Virchow, Weißenberg.

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

Widmung von Fr. Keibel VII

Arbeiten von Rudolf Fick, zusammengestellt von Fr. Kopsch . . . IX

Benzon, Anton, Die markhaltigen Faserzüge im Vorderhirn von Cryptobranchus japonicus. (Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin, Vorstand Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Fick.) Mit 21 Textfiguren 285

Broman, Ivar, Stammen die Säugetiere von Kragenflagellaten? (Aus dem Anatomischen Institut zu Lund.) Mit 14 Textfiguren 339

Fick, Wilhelm, Experimenteller Beitrag zur Kenntnis der rein muskulären Schrumpfung. (Aus der chirurgischen Universitätsklinik München, Vorstand Prof. Dr. F. Sauerbruch) 794

Friedel, A., Die Gestaltung des Schulterblattes. (Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin.) Mit 7 Textfiguren 315

Großer, Otto, Trophoblastschwache und zottenarme menschliche Eier. Mit 7 Textfiguren 197

Haller, Graf, Über die Entwicklung, den Bau und die Mechanik des Kieferapparates des Dornhaies (Acanthias vulgaris). (Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin, Vorstand Geh. Med.-Rat Prof. Dr. R. Fick.) Mit 21 Textfiguren 749

Hammar, I., Aug., Über die erste Entstehung der nicht kapillaren, intrahepatischen Gallengänge beim Menschen. (Aus dem Anatomischen Institut der Universität Upsala.) Mit 20 Textfiguren . 59

Hammar, I., Aug., Ein Fall von Aplasie der Gallenblase und des Pankreas ventrale, sowie von Überentwicklung der primären Gallengangplatte, bei einem 7,2 mm langen Menschenembryo. (Aus dem Anatomischen Institut der Universität Upsala.) Mit 3 Textfiguren 90

Held, Hans, Über die Bildung des Schmelzgewebes. (Aus dem Anatomischen Institut der Universität Leipzig.) Mit 13 Abbildungen auf Tafel 7 und 8 668

Keibel, Franz, Die Bulbus- und Arterienwülste bei Petromyzonten. (Aus dem Anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.) Mit 10 Textfiguren und Tafel 3 353

Keyl, Rudolph, Über Lappenbildung menschlicher Bauchspeicheldrüsen. (Aus der Anatomischen Anstalt zu Berlin. Vorstand Geh. Med.-Rat Rudolph Fick.) Mit 4 Textfiguren 185

Kniepkamp, W., Die Gelenke der Tigerhand. Ein Beitrag zur vergleichenden Gelenkmechanik. (Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin, Vorstand Geh. Med.-Rat R. Fick.) Mit 14 Textfiguren 722

Seite

Kopsch, Fr., Das Binnengerüst in den Zellen einiger Organe des Menschen. Mit 38 Textfiguren 221

Mair, Rudolph, Untersuchungen über die Struktur der Schädelknochen. Ein Beitrag zur Morphologie des menschlichen Hirnschädels. (Aus der Anatomischen Anstalt zu Berlin, Vorstand Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Rudolph Fick.) Mit 13 Textfiguren und 30 Abbildungen auf Tafel 6 625

Möllendorff, Wilhelm von, Über die Bildung der Decidua capsularis und die Schicksale des Embryonalknotens bei der Implantation des menschlichen Eies. (Aus dem Anatomischen Institut zu Kiel.) Mit 7 Textfiguren 687

Peter, Karl, Betrachtungen über die Aufgaben der Keimblätter. (Aus dem Anatomischen Institut der Universität Greifswald) 95

Patzelt, Viktor, Zum Bau der menschlichen Epidermis. (Aus dem Histologischen Institut in Wien, Vorstand Hofrat Prof. J. Schaffer.) Mit 14 Textfiguren und 2 Abbildungen auf Tafel 4 371

Röthig, Paul, Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 10. Über die Faserzüge im Vorder- und Zwischenhirn der Anuren. (Aus dem anatomischen Institut der Universität Berlin. Vorstand Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Fick.) Mit 38 Textfiguren und einem Schema 23

Schumacher, Siegmund, Die Entwicklung der glandulae osophageae des Huhnes. Nebst Bemerkungen über die Bildung der Drüsenlichtung im allgemeinen und über den Epithelumbau im Oesophagus des Huhnes. (Aus dem Histologisch-embryologischen Institut zu Innsbruck.) Mit 8 Textfiguren 1

Stieve, H., Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. V. Weitere Untersuchungen und Versuche an männlichen und weiblichen Gänsen sowie an Haushähnen. Ein Beitrag zum Einfluß der Haustierwerdung (Domestikation) auf die Geschlechtstätigkeit und die Vermehrung der Arten, nebst weiteren Beobachtungen über das Zwischengewebe. (Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Halle a. S.) Mit 60 Textfiguren und 2 Abbildungen auf Tafel 5 463

Thorsch, E., Die Lage des Schwerpunktes des menschlichen Kopfes und Schädels. (Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin, Vorstand Geh. Med.-Rat Prof. Dr. R. Fick.) Mit 9 Textfiguren 706

Virchow, Hans, Das Beinskelet von Testudo, nach Form zusammengesetzt. Aus dem Anatomischen Institut der Universität Berlin.) Mit 8 Textfiguren 120

Weissenberg, Richard, Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Morphologie der Neunaugen. I. Vorderarm und Mundbewaffnung bei Lampetra fluviatilis und planeri. (Aus dem Anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.) Mit 20 Textfiguren und 9 Abbildungen auf Tafel 2 153

Arbeiten von Rudolf Fick

Zusammengestellt von Fr. Kopsch

1888

Ophthalmotonometer. Ber. VII. internat. Ophthalmologen-Congress S. 289.

1890

Über die Form der Gelenkflächen. Arch. Anat. Phys. 1890. S. 391 bis 402. Taf. 23.

Beitrag zur Lehre von der Bedeutung der Fascien. Anat. Anz. 5. Bd. S. 645—648.

1891

Zur Technik der Golgi'schen Färbung. Zeitschr. wiss. Mikr. 8. Bd. S. 168—178.

Drei Fälle von M. sternalis. Anat. Anz. 6. Bd. S. 601—606. 3 Fig.

1892

Bemerkungen zu O. Bürger's Erklärungsversuch der Attraktionssphären. Anat. Anz. 7. Bd. S. 464—467.

Über die Befruchtung des Axolotleies (Vorl. Mitteilung). Anat. Anz. 7. Bd. S. 818—821.

Über die Arbeitsleistung der auf die Fußgelenke wirkenden Muskeln. Festschrift f. Kölliker. Würzburg 1892. 42 Seiten 2 Fig.

Über die Arbeit der Fußgelenkmuskeln. Verh. Anat. Ges. 1892. S. 227—234.

1893

Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. wiss. Zool. 56. Bd. S. 529—614. Taf. 27—30.

Dasselbe. Verh. anat. Ges. 1893. S. 120—122.

1895

Vergleichend-anatomische Studien an einem erwachsenen Orang-Utang. Arch. Anat. Phys. 1895. S. 1—96. Taf. I—III. Nachtrag S. 97—100.

Beobachtungen an einem zweiten erwachsenen Orang-Utang und einem Schimpansen. Arch. Anat. Phys. 1895. S. 289—318.

1895—1905

Referate über Eireifung und Befruchtung im zoologischen Zentralblatt und in Schwalbe's Jahresberichten.

1897

Über die Atemmuskeln. Arch. Anat. Phys. 1897. Suppl. S. 43 bis 79. 2 Figg.

Dasselbe. Anat. Anz. 14. Bd. S. 178—181.

Bemerkungen zu M. Heidenhain's Spannungsgesetz. Arch. Anat. Phys. 1897. S. 97—132. 17 Figg.

1899

Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verh. anat. Ges. 1899. S. 68—73.

Bemerkung zur Mechanik der Wirbelsäule. Verh. anat. Ges. 1899. S. 73—74.

Zusammen mit W. His, X-Photogramme von Konrad Wüst in Aarau. Anat. Anz. 16. Bd. S. 239, 240.

Notiz über einen M. sternalis. Arch. Anat. Phys. 1899. S. 193 bis 194.

1901

Über die Bewegungen in den Handgelenken. Abh. Sächs. Ges. Wiss. 1901. 52 S. 10. Taf. 8 Figg.

Ergebnisse einer Untersuchung der Handbewegungen mit X-Strahlen. Verh. anat. Ges. 1901. S. 175—182. 12 Figg.

Bemerkungen über die Höhlenbildung im Schamfugenknorpel. Anat. Anz. 19. Bd. S. 307—312.

1902

Bemerkungen zur Wolfsrachenbildung. Arch. Klin. Chir. 68 Bd. 4 Figg.

Vorschläge zur Minderung der wissenschaftlichen „Sprachverwirrung". Anat. Anz. 20. Bd. S. 462, 463.

1903

Bemerkungen zu v. Adelung's Erwiderung auf meine Vorschläge zur Minderung der wissenschaftlichen Sprachverwirrung. Zool. Anz 26. Bd. S. 419, 420.

1904

Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln. I. Teil. Anatomie der Gelenke. Jena 1904. XII und 512 S. 162 Figg.

Wilhelm His †. Anat. Anz. 25. Bd. S. 161—208.



1905

Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. Anat. Phys. 1905. Suppl. S. 179—228.

1907

Über die Vererbungssubstanz. Arch. Anat. Phys. 1907. S. 101 bis 119.

Einiges über die Rippenbewegungen mit Modelldemonstration. Verh. anat. Ges. 1907. S. 45—50. 6 Figg.

Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. Anat. Entwgesch. 16. Bd. 1906. S. 1—140.

Kölliker †. Biogr. Jahrbuch, Deutsch. Nekrolog. 1907.

1908

Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. Zellforsch. 1. Bd. S. 604 bis 611.

Individualplasma. The Lancet. Juli 25 1908.

Über Vererbungsfragen. Zeitschr. f. d. Ausbau d. Entw.-Lehre 2. Bd. 1908.

1909

Bemerkungen zu Boveri's Aufsatz über die Blastomerenkerne von Ascaris und die Theorie der Chromosomen. Arch. Zellforsch. 3. Bd. S. 521—523.

1910

Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln. II. Teil. Allgemeine Gelenk- und Muskelmechanik. Jena 1910. XVI und 376 Seiten. 350 Figg. 2 Tafeln.

1911

Dasselbe. III. Teil. Spezielle Gelenk- und Muskelmechanik. Jena 1911. XXXVI und 688 Seiten. 248 Figg. 18 Tafeln.

Zum Streit um den Gelenkdruck. Anat. Hefte 43. Bd. S. 397 bis 414. 5 Figg.

Schlußwort zum Streit um den Gelenkdruck. Ebenda. S. 414.

1913

Zusammen mit J. Roschdestwenski, Über die Bewegungen im Hüftgelenk und die Arbeitsleistung der Hüftmuskeln. Arch. Anat. Phys. 1913. S. 365—456. 18 Figg.

1914

Über den Unterricht in der systematischen Anatomie. Rektoratsrede. Innsbruck.

Bericht über das Studienjahr 1914/15 der Universität Innsbruck.

Der Schädel Schiller's. Umschau 1914.

1915

Muskelmechanische Bemerkungen. Wiener med. Wochenschrift.

1917

Otto Fischer †. Anat. Anz. 50. Bd. S. 84—96.

Zur Frage der Nervenversorgung des M. sternalis. Anat. Anz. 50. Bd. S. 406—410.

1918

Über die Länge der Muskelbündel und die Abhandlung Murk Jansen's über diesen Gegenstand. Zeitschr. orthop. Chirurgie 38 Bd. S. 1—34. 6 Figg.

1919

Zum 70. Geburtstag O. Hertwig's. Berl. klin. Wochenschr. 1919. S. 361.

Antrittsrede. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1919. S. 551—554.

1920

Bemerkungen zur „Vererbung erworbener Eigenschaften". Anat. Anz. 53. Bd. S. 475—479.

1921

Bemerkungen über Naturgesetz, Regel, Ursachenbegriff. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin. S. 285—290.

Gedächtnisrede auf Wilhelm von Waldeyer-Hartz nebst einem Verzeichnis seiner Schriften. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin. 1921. S. 508—546.

Über die Fleischfaserlänge beim Hund und Bemerkungen über einige Gelenke des Hundes. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin. 1921. S. 1018 bis 1033.

Über die Entstehung der Gelenkformen. Mit Tierversuchen. Abh. Akad. Wiss, Berlin. 1921. 31 Seiten. 12 Figg.

Bemerkungen über die Katheteranatomie. Die Naturwissenschaften Jahrgang 1921. Heft 52. S. 1052.

1922

Tätigkeitsanpassung der Gelenke und Muskeln nach Versuchen am Hund. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1922. S. 353—383.

Über die Gewichts- und Querschnittverhältnisse der Hundemuskeln. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1922. S. 321—352.

Politik und Kunst »Innsbrucker Nachrichten« 13. April 1922.

Zum 70. Geburtstag Hans Virchow's. Deutsch. med. Wochenschr. 1922.

1923

Über die Zwischenrippenmuskeln. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1923. S. 65—72.

Über die Maßverhältnisse der Hand mit Angaben über die Hände von W. von Waldeyer-Hartz †. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1923. S. 219—241. 2 Taf.

Weitere Bemerkungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Zeitschr. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre 31. Bd. S. 146, 148.

Über Ursache und Bedingung, Naturgesetz und Regel. Deutsch. klin. Wochenschr. 1923.

1924

Gedächtnisrede auf Johannes Orth. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1924. S. 93—97.

Einiges über Vererbungsfragen. Abh. Akad. Wiss. Berlin 1924.

La herencia y la transmision hereditaria de los caracteres adquiridos La Medicina 1. Jahrg. 1924.

1925

Bemerkungen über einige Vererbungslehren. »Die Naturwissenschaften.« 13. Jahrg. S. 524—529.

Gelehrtensprache — Muttersprache. Zeitschrift des Deutschen Sprachvereins. 40. Jahrg. Nr. 3.

Anatomische Untersuchungen an einigen Teneriffaschimpansen namentlich über die Gewichts- und Querschnittsverhältnisse der Muskeln. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1925. S. 162—197.

Zum Andenken an Hauschild. Deutsch. med. Wochenschrift 1925.

Beobachtungen an den Muskeln einiger Schimpansen. Zeitschr. Anat. u. Entwgesch. 76. Bd. S. 117—141.

Messungen und Betrachtungen über die Muskelfaserlänge bei Muskelschrumpfung. Wiener Arch. f. inn. Med. 10. Bd. S. 471 bis 496. 2 Figg.

Die **Lichtbilder** auf der Titeltafel und auf Tafel I wurden unter Leitung von Dr. Friedel aufgenommen.

…UCH FÜR
…OLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
Zweite Abteilung

ZEITSCHRIFT FÜR MIKROSKOPISCH-ANATOMISCHE FORSCHUNG

*

HERAUSGEGEBEN VON
PROF. DR. H. STIEVE
HALLE

*

FÜNFTER BAND

RUDOLF FICK ZUM 60. GEBURTSTAGE VON SEINEN SCHÜLERN UND FREUNDEN

MIT 336 TEXTFIGUREN, 8 TAFELN UND EINEM TITELBILD



1926
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M. B. H.
LEIPZIG

Ausgegeben den 24. Februar 1926

Printed in Germany

AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M. B. H., LEIPZIG

ZEITSCHRIFT FÜR MIKROSKOPISCH-ANATOMISCHE FORSCHUNG

Fünfter Band / Festschrift für R. FICK

*

INHALTSVERZEICHNIS:

Benzon, A., Die markhaltigen Faserzüge im Vorderhirn von Cryptobranchus japonicus. Mit 21 Textfiguren.

Broman, I., Stammen die Säugetiere von Kragenflagellaten? Mit 14 Textfiguren.

Fick, W., Experimenteller Beitrag zur Kenntnis der rein muskulären Schrumpfung.

Friedel, A., Die Gestaltung des Schulterblattes. Mit 7 Textfiguren.

Großer, O., Trophoblastschwache und zottenarme menschliche Eier. Mit 7 Textfiguren.

Haller, Graf, Über die Entwicklung, den Bau und die Mechanik des Kieferapparates des Dornhaies (Acanthias vulgaris). Mit 21 Textfiguren.

Hammar, A., Über die erste Entstehung der nichtkappillaren, intrahepatischen Gallengänge beim Menschen. Mit 20 Textfiguren.

Hammar, A, Ein Fall von Aplasie der Gallenblase und des Pankreas ventrale, sowie von Überentwicklung der primären Gallengangplatte, bei einem 7,2 mm langen Menschenembryo. Mit 3 Textfiguren.

Held, H., Über die Bildung des Schmelzgewebes. Mit 13 Abbildungen auf Tafel 7 und 8.

Keibel, F., Die Bulbus- und Arterienwülste bei Petromyzonten. Mit 10 Textfiguren und 4 Abbildungen auf Tafel 3.

Keyl, R., Über Lappenbildung menschlicher Bauchspeicheldrüsen. Mit Textfiguren.

Kniepkamp, W., Die Gelenke der Tigerhand. Ein Beitrag zur vergleichenden Gelenkmechanik.

Kopsch, Fr., Das Binnengerüst in den Zellen einiger Organe des Menschen. Mit 38 Textfiguren.

Mair, R., Untersuchungen über die Struktur der Schädelknochen. Ein Beitrag zur Morphologie des menschlichen Hirnschädels. Mit 13 Textfiguren und 20 Abbildungen auf Tafel 6.

Möllendorff, W. von, Über die Bildung der Decidua capsularis und die Schicksale des Embryonalknotens bei der Implantation des menschlichen Eies. Mit 7 Textfiguren.

Peter, K., Betrachtungen über die Aufgaben der Keimblätter.

Patzelt, V., Zum Bau der menschlichen Epidermis. Mit 14 Textfiguren und 2 Abbildungen auf Tafel 4.

Röthig, P., Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. Mit 38 Textfiguren und einem Schema.

Schumacher, S., Die Entwicklung der glandualae osophageae des Huhnes. Mit 8 Textfiguren.

Stieve, H., Untersuchungen zwischen Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. Mit 60 Textfiguren und 2 Abbildungen auf Tafel 5.

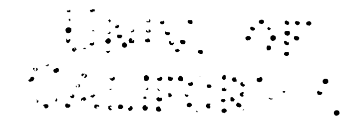
Thorsch, E., Die Lage des Schwerpunktes des menschlichen Kopfes und Schädels. Mit 9 Textfiguren.

Virchow, H., Das Beinskelett von Testudo, nach Form zusammengesetzt. Mit 8 Textfiguren.

Weissenberg, R., Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Morphologie der Neunaugen. I. Vorderarm und Mundbewaffnung bei Lampetra fluviatilis und planerie. Mit 20 Textfiguren und 9 Abbildungen auf Tafel 2.



(Aus dem Histologisch-embryologischen Institut zu Innsbruck.)



Die Entwicklung der Glandulae oesophageae des Huhnes.

Nebst Bemerkungen über die Bildung der Drüsenlichtung im allgemeinen und über den Epithelumbau im Ösophagus des Huhnes.

Von

Siegmund Schumacher.

Mit 8 Textfiguren.

(Eingegangen am 1. Mai 1925.)

Da bekanntlich während der Entwicklung des menschlichen Ösophagus zu einer bestimmten Zeit Flimmerepithel auftritt, das sich, wenigstens in einzelnen Resten, bis nach der Geburt erhalten kann, und da außerdem bei der Mehrzahl der Reptilien und Amphibien und bei einigen Fischen die Speiseröhre bleibend von Flimmerepithel ausgekleidet wird, faßt eine Reihe von Autoren das flimmernde Zylinderepithel als die ursprüngliche Epithelart der Speiseröhre der Wirbeltiere auf. Es wird dabei angenommen, daß das empfindlichere Flimmerepithel infolge der mechanischen Beanspruchung bei den Vögeln und Säugetieren dem widerstandsfähigeren geschichteten Pflasterepithel Platz gemacht hat.

Es lag daher der Gedanke nahe, zu untersuchen, ob nicht auch bei den Vögeln während der Ontogenese diese ursprüngliche Epithelform der Speiseröhre in Erscheinung tritt, um so mehr, als GRESCHIK in den Ösophagusdrüsen der erwachsenen Rotbugamazone (Amazona aestiva LATH.) neben Schleimzellen Flimmerzellen fand.

Die an Hühnerembryonen ausgeführten Untersuchungen fielen in bezug auf das Vorkommen von Flimmerepithel durchaus negativ aus, indem auf den verschiedenen Entwicklungsstufen wohl verschiedene

Epithelformen, aber niemals Flimmerepithel nachgewiesen werden konnte. Zu demselben negativen Ergebnis kam auch FLINT bei der Untersuchung des Ösophagusepithels an Schweineembryonen. Dafür stieß ich aber auf Bilder der Drüsenentwicklung, die mir von der herkömmlichen Vorstellung von der Entstehung der Drüsenlichtung wesentlich abzuweichen scheinen.

Als Material verwendete ich eine geschlossene Reihe von Hühnerembryonen vom 4. Bebrütungstage bis zum 2 Tage alten Hühnchen und eine zweite Reihe vom 4.—11. Bebrütungstage. Die Fixierung erfolgte teils in ZENKERscher Flüssigkeit, teils in Pikrinsäuresublimat, in Formolalkohol oder 10%igem Formalin. Gefärbt wurde mit Parakarmin, DELAFIELDschem Hämatoxylin + Eosin, Eisenhämatoxylin.

Der Epithelumbau.

Beim 4tägigen Embryo zeigt das Rachendach und der unmittelbar daran anschließende Teil der Dorsalwand des Pharynx noch das einschichtige, annähernd kubische Enteroderm. An der Ventralseite des Pharynx ist schon zweischichtiges Epithel vorhanden. Gegen die Pars laryngea pharyngis nimmt das Epithel rasch an Höhe zu und wird ein ausgesprochenes 2—3reihiges Zylinderepithel. Auch der ganze Ösophagus wird von einem hohen Zylinderepithel ausgekleidet, das im allgemeinen an der Dorsalwand etwas niedriger und meist zweireihig, an der Ventralwand etwas höher und meist dreireihig ist. Die Epithelhöhe schwankt zwischen 36—55 μ. Der Ösophagus ist überall durchgängig; die Lichtung eng.

Beim 5tägigen Embryo ist der Anfangsteil des Ösophagus obliteriert; das Epithel bildet hier einen soliden Strang, in dem nur ganz spärliche Vakuolen vorhanden sind. Der untere Teil des Ösophagus ist durchgängig geblieben; das Epithel ist wie auf der vorhergehenden Stufe ein ausgesprochenes, hohes, dreireihiges Zylinderepithel. Ein wesentlicher Unterschied in der Epithelhöhe zwischen dorsaler und ventraler Wand besteht nicht mehr (Epithelhöhe 50 bis 55 μ). An den freien Zelloberflächen liegen geronnene, krümelige Massen und häufig sieht man aus einer Zelle einen Tropfen in die Lichtung austreten, was wohl als Sekretionserscheinung gedeutet werden darf. In einer zweiten Embryonenreihe sah ich die Verödung der Lichtung im Anfangsteile der Speiseröhre erst beim 6tägigen Embryo; auch hier waren Vakuolen im soliden Epithelstrang vorhanden. Die Vakuolen fließen dann bekanntlich unter Vergrößerung miteinander zusammen, brechen schließlich in den durchgängig ge-

bliebenen Teil des Ösophagus durch und führen so zur Bildung der endgültigen Lichtung.

Beim 6tägigen Embryo besteht auch noch das mehrreihige Zylinderepithel im ganzen Ösophagus. Manche Zellen wölben sich kuppenförmig gegen die Lichtung vor. Das Epithel ist im ganzen Umkreis ziemlich gleich hoch, aber im oberen Teil des Ösophagus niedriger (34 μ) als im unteren (50 μ).

Beim 7tägigen Embryo ist die Lichtung bedeutend weiter geworden; Buchten und Falten sind aber noch nicht ausgeprägt. Die Epithelhöhe hat abgenommen; sie beträgt im ganzen Umkreis 25 μ. Es handelt sich nicht mehr um ein mehrreihiges, sondern im allgemeinen um ein einfaches Zylinderepithel; nur stellenweise liegen zwei Zellen übereinander, so daß der Übergang zu einem zweischichtigen Epithel angedeutet erscheint. Die der Lichtung zugewendeten Flächen der Zellen wölben sich teilweise kuppenförmig vor. Die kuppenförmige Vorwölbung der Zellen spricht dafür, daß sie unter seitlichem Drucke stehen, und dieser Druck dürfte im Vereine mit der Vermehrung der Zellen die Ursache für die zunehmende Erweiterung der Lichtung sein.

Beim 8tägigen Embryo sind die Buchten und Falten der Speiseröhrenwand deutlich ausgeprägt, so daß die Lichtung mehr sternförmig erscheint. Das Epithel ist zum größten Teil ein zweischichtiges Zylinderepithel. Nur mehr vereinzelte Zellen durchsetzen die ganze Epithelhöhe. Die innere Zellage zeigt gegen die Lichtung eine ebene Begrenzung. In den Buchten und auf den Falten erscheint das Epithel annähernd gleich dick, ist aber im ganzen noch niedriger geworden (17—20 μ).

Beim 9tägigen Embryo tragen die Falten ein zweischichtiges kubisches Epithel von 16 μ Dicke. In den Buchten ist das Epithel höher (25 μ) und noch als zweischichtiges Zylinderepithel zu bezeichnen.

Beim 10tägigen Embryo ist überall ein ausgesprochenes geschichtetes kubisches Epithel vorhanden. Auf den Falten ist es zweischichtig, 15 μ dick; in der Tiefe der Buchten dreischichtig, 25 μ dick.

Beim 11- und 12tägigen Embryo verhält sich das Epithel ebenso, nur daß es in den Buchten noch höher (35 μ) und schichtenreicher geworden ist.

Beim 14- und 16tägigen Embryo werden die Falten auch noch von einem ziemlich niedrigen (15 μ) zweischichtigen, kubischen Epithel, die Buchten von einem höheren, geschichteten Epithel (30 μ) bekleidet.

Der 18tägige Embryo zeigt schon ein ausgesprochenes geschichtetes Pflasterepithel von 17—36 μ Dicke mit deutlichem basalen Stratum cylindricum und gegen die freie Oberfläche hin sich immer mehr und mehr abplattenden Zellen. Auch hier ist, wie auf den früheren und folgenden Entwicklungsstufen, das Epithel auf den Falten niedriger als in den Buchten.

Beim 19tägigen Embryo hat die Epitheldicke weiter zugenommen (29—50 μ) und zur Zeit des Ausschlüpfens erfolgt ein außerordentlich rasches Dickenwachstum durch Vermehrung der Zellagen. So beträgt beim eben ausgeschlüpften Hühnchen die Epitheldicke 150 bis 300 μ, beim 2tägigen Hühnchen 150—380 μ.

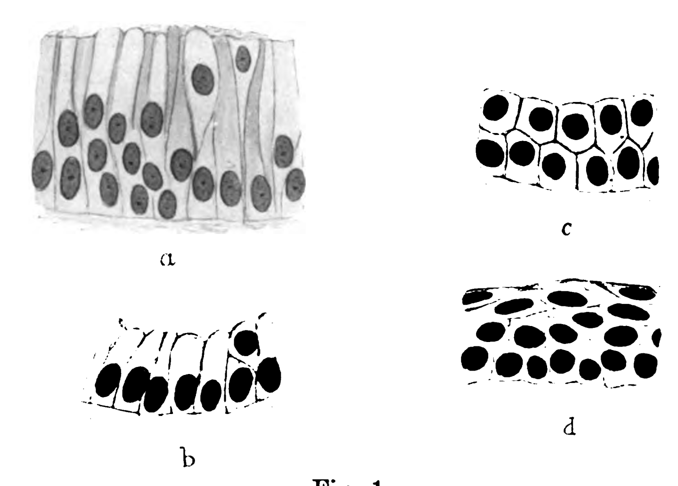


Fig. 1.
Ösophagusepithel von Hühnerembryonen. Vergr. 600fach.
a Vom 5tägigen, b vom 7tägigen, c vom 9tägigen und d vom 18tägigen Embryo.

Kurz zusammengefaßt läßt sich demnach sagen, daß zunächst das einschichtige Enteroderm sich in ein mehrreihiges Zylinderepithel umwandelt. Dieses wird so hoch, daß es eine Strecke weit zur vollkommenen Verödung der Lichtung kommt. Nachdem durch Vakuolisierung des soliden Epithelstranges die endgültige Lichtung hergestellt worden ist, wird Hand in Hand mit der zunehmenden Erweiterung der Lichtung das Epithel niedriger, erscheint zunächst einfach zylindrisch, dann zweischichtig kubisch. Schließlich wird es unter Abplattung der oberflächlichen Zellagen und unter Vermehrung der Schichten zum typischen geschichteten Pflasterepithel. Dabei erscheint das Epithel im allgemeinen auf den Falten niedriger als in den Buchten. Zur besseren Übersicht habe ich die verschiedenen Haupt-

typen des Epithels während seines Umbaues in Fig. 1 zusammengestellt. Ein Epithelwechsel, ein Ausgestoßenwerden der ursprünglich vorhandenen Zellen und Ersatz durch neugebildete, tritt nicht ein.

Vergleichen wir die geschilderten Umwandlungen im Ösophagusepithel des Hühnchens mit dem Epithelumbau (PATZELT) in der menschlichen Speiseröhre, so ergibt sich ein wesentlicher Unterschied darin, daß es in letzterer vorübergehend zur Bildung von Flimmerzellen kommt, die später von den Pflasterepithelzellen verdrängt und ausgestoßen werden (SCHAFFER, PATZELT u. a.). Da beim Huhn auf keiner Entwicklungsstufe Flimmerzellen gebildet werden, so entfällt hier auch die Ausstoßung von Zellen während der Entwicklung. Der Epithelumbau erfolgt hier ohne Zellwechsel. Beim Hühnerembryo treten, zum Unterschiede vom menschlichen Embryo, auch nicht die hellen, blasigen, glykogenreichen Zellen — die »Glykogenzellen« PATZELTS — während des Umbaues in Erscheinung. Alle Zellen erscheinen, abgesehen von der verschiedenen Form, untereinander gleichartig.

Die Entwicklung der Glandulae oesophageae.

Die Ösophagusdrüsen der Vögel sind bei allen Arten reine Schleimdrüsen und liegen zum Unterschiede von den Glandulae oesophageae der Säugetiere ausnahmslos in der Lamina propria der Schleimhaut. In ihrem Verbreitungsgebiete, in der Zahl und namentlich in ihrer Form und Größe zeigen sie, wie dies aus den Untersuchungen von BARTHELS und SCHREINER hervorgeht, weitgehende Unterschiede auch bei nahe verwandten Arten. Stets handelt es sich um einfache Einzeldrüsen, die sich allerdings durch sekundäre Ausbuchtungen ihrer Wandung verzweigten Drüsen nähern können. Die Form der Endstücke kann kugelig, birnen- oder flaschenförmig oder auch nahezu schlauchförmig sein; im allgemeinen herrschen aber die alveolären Formen vor. Gewöhnlich sind die Drüsen in viel größerer Menge über den ganzen Ösophagus verbreitet als bei den Säugetieren. Stets sind die Endstücke von einem einfachen, auffallend hohen Zylinderepithel ausgekleidet, das intensive Schleimreaktion gibt.

Beim Huhn handelt es sich um ausgesprochen alveoläre Drüsen, die sekundäre Ausbuchtungen tragen. Der kurze Ausführungsgang setzt sich nicht scharf vom Drüsenendstück ab, sondern geht aus diesem durch ganz allmähliche Verengerung und Abflachung des Epithels hervor. Auch die abgeplatteten Zellen des Ausführungsganges, die sich bis zur Mündung fortsetzen, zeigen noch Sekretionserscheinungen.

Die Ösophagusdrüsen des Huhnes werden verhältnismäßig spät angelegt; ihre weitere Ausbildung geht aber dann rasch vor sich. Vielleicht sind Spuren von Drüsenanlagen schon beim 14tägigen Embryo durch eine stellenweise im Ösophagusepithel auftretende Abweichung in der Zellgruppierung angedeutet. Aber erst beim 16tägigen Embryo sehe ich deutliche Drüsenanlagen in Form von soliden Epithelknospen (Fig. 2). Diese Zapfen, deren Zellen sich in keiner Weise vom übrigen Ösophagusepithel unterscheiden, reichen bald tiefer, bald weniger tief in die Lamina propria der Schleimhaut und zeigen keine Spur von einer Lichtung. Auch erscheint die Lichtung der Speiseröhre an jenen Stellen, wo sich die Drüsenknospen finden, nicht ausgebuchtet, so daß die Mündungsstelle des späteren Ausführungsganges in keiner Weise angedeutet erscheint. Zahlreiche Mitosen in den Drüsenknospen sprechen für eine lebhafte Zellwucherung. Einzelne Zellen der Drüsenanlagen sind mehr spindelförmig, eine Formveränderung, die sich wohl durch den Wachstumsdruck benachbarter Zellen erklären läßt. Die Mehrzahl der Drüsenanlagen liegt in den Buchten des Ösophagus; nur selten findet sich eine auf der Kuppe einer Falte.

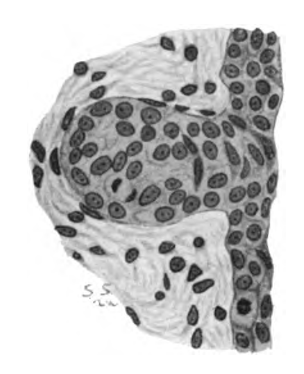


Fig. 2.
Kompakte Anlage einer Ösophagusdrüse vom 16tägigen Hühnerembryo. Formol - Alkohol. Hämatoxylin + Eosin. Vergr. 400fach.

Beim 18tägigen Hühnerembryo sind die Drüsenanlagen weiter in die Tiefe gewuchert. Viele von ihnen erreichen schon nahezu die Muscularis mucosae. Die meisten haben nicht mehr die Form eines einfachen Zapfens, sondern zeigen sekundäre halbkugelige Ausbuchtungen. Außerdem hat schon die Bildung der Drüsenlichtung und der Lichtung des Ausführungsganges begonnen. Diese Bildung der Lichtung geht aber nicht, wie vielleicht zu erwarten wäre, von der Lichtung der Speiseröhre aus, sondern beginnt ganz unabhängig von letzterer mitten in der kompakten Drüsenanlage. In den meisten Drüsenanlagen sieht man vorwiegend kugelige Hohlräume in verschiedener Anzahl, die alle selbständig entstanden sind und dann erst miteinander zusammenfließen (Fig. 3 und 4). Dieser Vakuolisierungsvorgang ergreift nicht nur das spätere Drüsenendstück, sondern in gleicher Weise auch jenen Abschnitt, der später zum Ausführungsgang wird, sich aber auf dieser Entwicklungsstufe noch nicht

abgrenzen läßt. Die Vakuolen im späteren Ausführungsgang bedingen Vorbuchtungen gegen die Lichtung des Ösophagus. Dabei

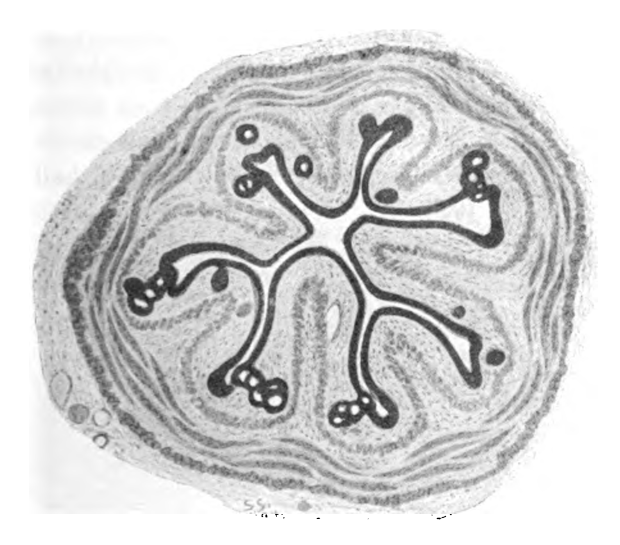


Fig. 3.

Querschnitt durch den Ösophagus eines 18tägigen Hühnerembryos. Die mit Vakuolen versehenen Drüsenanlagen liegen hauptsächlich in den Buchten und reichen bis zur Muscularis mucosae. Formol-Alkohol. Hämatoxylin + Eosin. Vergr. 50fach.

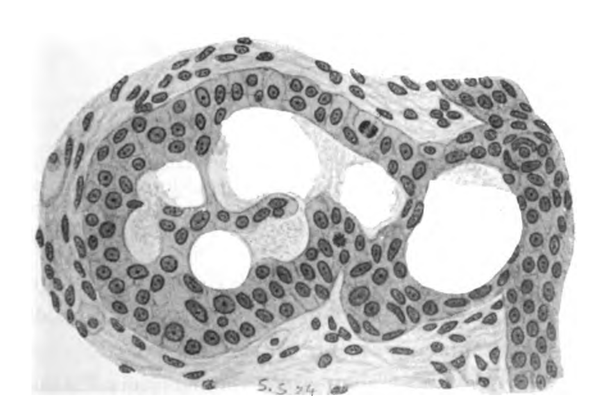


Fig. 4.

Drüsenanlage aus dem Ösophagus eines 18tägigen Hühnerembryos. Im Drüsenkörper finden sich mehrere, teilweise miteinander zusammengeflossene Vakuolen; im Bereiche des späteren Ausführungsganges eine gesonderte große Vakuole. Formol-Alkohol. Hämatoxylin + Eosin. Vergr. 400fach.

kann die Epitheldecke außerordentlich verdünnt werden, wie dies an Fig. 5 und am Plattenmodell (Fig. 6) ersichtlich ist. Diese Bilder sprechen dafür, daß die in den einzelnen Blasen angesammelte Flüssig-

keit unter verhältnismäßig hohem Drucke steht. Wenn man derartige Blasen (wie in Fig. 5) ansieht, wo der am stärksten gegen die Ösophaguslichtung vorgewölbte Teil der Decke nur mehr aus einer ganz abgeplatteten, kaum 1 μ dicken Zellage gebildet wird, ist man erstaunt, daß das dünne Zellhäutchen dem Flüssigkeitsdruck überhaupt noch Widerstand zu leisten vermag, daß die Zellen nicht auseinanderweichen und dem Blaseninhalt den Abfluß gestatten. Jedenfalls sprechen derartige Bilder für eine außerordentliche Dehnbarkeit

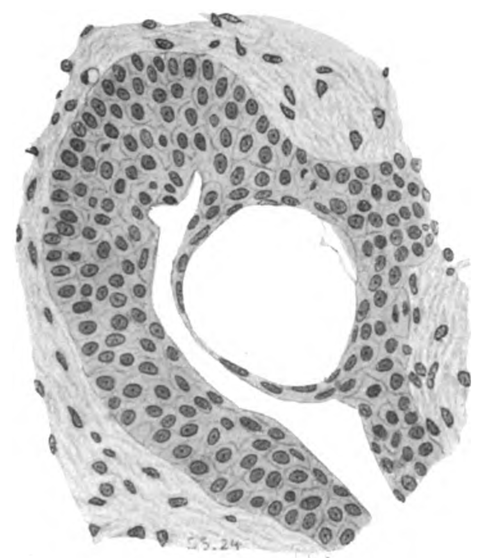


Fig. 5.
Querschnitt durch eine Bucht des Ösophagus eines 18tägigen Hühnerembryos. Die große Vakuole liegt im späteren Ausführungsgang einer Drüsenanlage. Sie wird durch eine nur ganz dünne Epitheldecke von der Lichtung des Ösophagus abgegrenzt. Formol-Alkohol. Hämatoxylin + Eosin. Vergr. 400fach.

der Epithelzellen und für eine viel größere Festigkeit des gegenseitigen Verbandes, als wir ihn für die oberflächlichen Zellagen des geschichteten Epithels anzunehmen gewohnt sind.

Natürlich muß es unter dem stets wachsenden Flüssigkeitsdruck innerhalb der Blase schließlich zum Durchbruch kommen, aber dies scheint stets erst dann der Fall zu sein, wenn schon alle Blasen innerhalb der Drüsenanlage zusammengeflossen sind, wenn sich also schon die gemeinsame Lichtung des Drüsenendstückes und Ausführungsganges gebildet hat. So sehen wir in Fig. 4 schon die Mehrzahl der Vakuolen innerhalb der Drüsenanlage miteinander in Verbindung stehen und ebenso an der rechtsseitigen Drüsenanlage des Platten-

modelles (Fig. 6); hier sind die Hohlräume, die zur Bildung der Drüsenlichtung führen, mit der Vakuole des Ausführungsganges zusammengeflossen, aber letztere ist noch nicht in die Bucht des Ösophagus durchgebrochen, obwohl ihre Wandung schon ganz dünn geworden ist und sie sich mächtig gegen die Ösophaguslichtung vorwölbt. Es muß demnach die gegenseitige Verbindung der Epithelzellen innerhalb der Drüsenanlage selbst schwächer sein als die der oberflächlichsten Zellagen des geschichteten Pflasterepithels des Ösophagus.

In Drüsenanlagen, wo schon die endgültige Lichtung durch Zusammenfluß der Vakuolen zustande gekommen ist, erscheint die

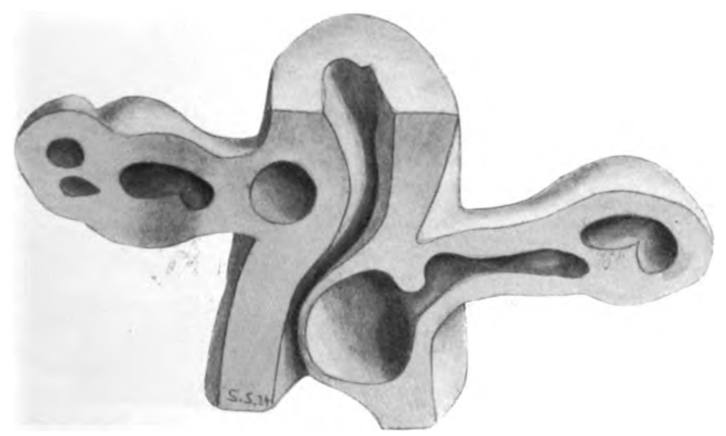


Fig. 6.

Plattenmodell der Epitheldecke einer Ösophagusbucht mit zwei Drüsenanlagen vom 18tägigen Hühnerembryo. In der Drüsenanlage links sind die Vakuolen des Drüsenkörpers und des Ausführungsganges noch nicht zusammengeflossen. In der Anlage rechts hat sich die Blase des Ausführungsganges mit dem Drüsenhohlraum schon vereinigt. Die Vakuolen im Ausführungsgang bedingen starke Vorwölbungen der epithelialen Decke gegen die Ösophaguslichtung. Vergr. 320fach.

epitheliale Wand ein- bis zweischichtig, und auch hier findet man noch zahlreiche Mitosen in den Epithelzellen.

Als Inhalt der Vakuolen sieht man mitunter eine körnige Masse, die keine Schleimreaktion gibt. Es scheinen demnach die Blasen mit einer serösen Flüssigkeit gefüllt zu sein, die wohl als Abscheidungsprodukt der Epithelzellen aufzufassen ist. Auch in den Epithelzellen sieht man auf dieser Entwicklungsstufe nirgends Körnchen, die als Vorstufen eines schleimigen Sekretes anzusprechen wären.

Es darf demnach wohl angenommen werden, daß die Zellen der Drüsenanlagen vor Beginn der spezifischen Schleimabsonderung eine seröse Flüssigkeit abscheiden, die sich in den Interzellularspalten ansammelt und durch Erweiterung derselben zur Bildung von mit

Flüssigkeit gefüllten Blasen führt. Übersteigt der sich stets vergrößernde Druck innerhalb der Blasen eine gewisse Grenze, so werden die Zellbrücken zwischen den einzelnen Blasen durchrissen, die Hohlräume fließen zusammen. Nur die Epitheldecke, die nun den gemeinsamen Drüsenhohlraum gegen die Ösophaguslichtung abgrenzt, leistet noch Widerstand, bis auch sie dem steigenden Druck nicht mehr gewachsen ist und durchreißt. Dies ist bei der Mehrzahl der Drüsenanlagen vom 19tägigen Embryo eingetreten. Die Blasen an

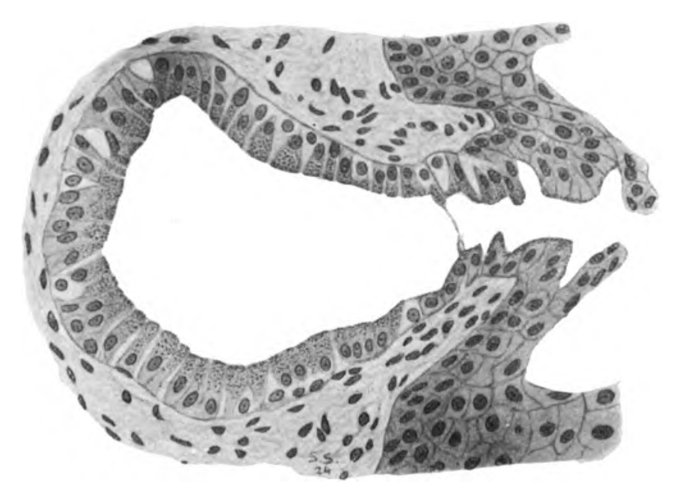


Fig. 7.

Drüsenanlage aus dem Ösophagus eines 19tägigen Hühnerembryos. Die Verbindung der Drüsenlichtung mit der Lichtung des Ösophagus ist hergestellt. Der Drüsenkörper ist mit einem im wesentlichen einschichtigen Zylinderepithel, das Prämuzingranula enthält, ausgekleidet. Die Wandung des Ausführungsganges ist ganz unregelmäßig begrenzt. Formol. Hämatoxylin + Eosin. Vergr. 400fach.

den Drüsenmündungen sind geplatzt, ihr Inhalt ist in die Speiseröhrenlichtung abgeflossen. Die Einmündung der Drüsen in den Ösophagus ist hergestellt (Fig. 7).

Bei diesem plötzlichen Platzen der Blasendecke können ganze Epithelfetzen losgerissen werden. Man sieht nämlich vielfach ganz unregelmäßig gestaltete Zellkomplexe im Bereiche der Drüsenmündung frei gegen die Ösophaguslichtung vorragen, die nur mehr mit ganz dünnem Stiel mit dem übrigen Epithel im Zusammenhange stehen. Nach dem Platzen der Drüsenblasen sinkt ihre Wandung etwas zusammen; die Drüsen machen nicht mehr den Eindruck von prall mit Flüssigkeit gefüllten Blasen. Das Drüsenepithel sieht wie gelockert aus; es erscheinen vielfach Spalträume zwischen den Zellen. Seine

innere Oberfläche hat sich geglättet, zum Unterschiede von den Wandungen des Ausführungsganges, die eine noch ganz unregelmäßige, mit Vorbuchtungen und Einsenkungen versehene Oberfläche zeigen (Fig. 7). Das Drüsenepithel erscheint jetzt fast durchweg als einfaches, ziemlich hohes Zylinderepithel und als Zeichen der nun beginnenden Sekretion sieht man in den der Lichtung zugekehrten Abschnitten der Zylinderzellen Körnchen auftreten, die Schleimreaktion geben — Prämuzin- oder Muzigenkörnchen —, von denen auf früheren Entwicklungsstufen nichts zu sehen war. Auch in den Epithelzellen, die die Lichtung des Ausführungsganges begrenzen, liegen Prämuzin-

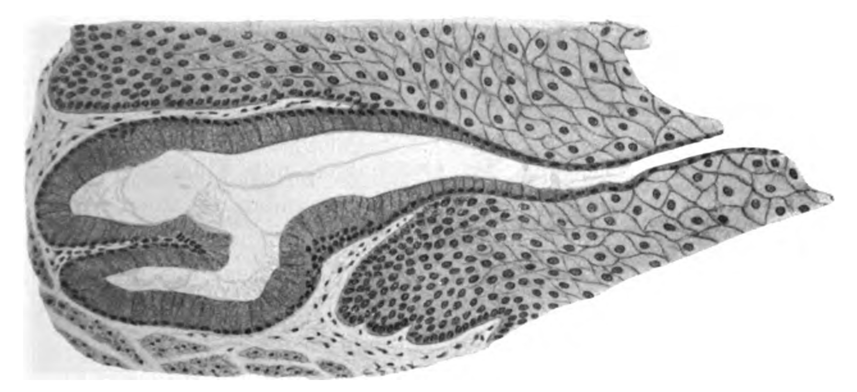


Fig. 8.
Ösophagusdrüse eines 2 Tage alten Hühnchens. Der Drüsenkörper ist mit einem einfachen, sehr hohen Zylinderepithel, das intensive Schleimreaktion gibt, der Ausführungsgang mit einem ebenfalls Schleimreaktion gebenden Plattenepithel ausgekleidet. Das geschichtete Pflasterepithel des Ösophagus hat sich mächtig verdickt. Formol. Hämatoxylin + Eosin. Vergr. 200fach.

körnchen, nur beschränken sie sich hier auf einen schmalen, der Lichtung zugewendeten Saum der Zellen.

Beim frisch ausgeschlüpften und 2 Tage alten Hühnchen (Fig. 8) sind alle Drüsenlichtungen durchgebrochen, und die Drüsen haben schon ihre endgültige Form so ziemlich erreicht; nur daß später noch zahlreichere sekundäre Ausbuchtungen des Endstückes sich ausbilden. Sie bilden also schon mehr alveoläre, in der Mehrzahl mit sekundären Ausbuchtungen versehene, rein muköse Einzeldrüsen, die bis knapp an die Muscularis mucosae heranreichen, diese aber niemals durchbrechen. Die Drüsenendstücke sind von hohen Zylinderzellen ausgekleidet. Diese zeigen alle Eigenschaften der mukösen Drüsenzellen: basal gestellte, mehr oder weniger abgeplattete, chromatinreiche Kerne, wabiges Protoplasma, das sehr lebhafte Schleimreaktion gibt. In der Drüsenlichtung liegt schleimiges Sekret. Eine scharfe Abgrenzung

zwischen Drüsenendstück und Ausführungsgang ist nicht möglich. Die Zylinderzellen des Endstückes werden gegen den Ausführungsgang hin allmählich niedriger, kubisch und schließlich abgeplattet. Dieses platte Epithel bekleidet den Ausführungsgang bis an seine Mündung und gibt in seinem ganzen Verlaufe Schleimreaktion. Es erscheint nunmehr auch die Wandung des Ausführungsganges vollständig geglättet und seine Zellen lassen sich scharf von den benachbarten Zellen des geschichteten Pflasterepithels unterscheiden.

Überblicken wir kurz zusammenfassend den ganzen Entwicklungsgang der Ösophagusdrüsen beim Huhn, so sehen wir, daß die Hohlraumbildung in den ursprünglich soliden Drüsenanlagen nicht, wie vielleicht zu erwarten wäre, von der Lichtung des Ösophagus ausgeht und in der Richtung gegen das Drüsenendstück hin fortschreitet, sondern gerade umgekehrt verläuft. Es bilden sich zunächst im Drüsenkörper und auch im späteren Ausführungsgang, ganz unabhängig von der Lichtung des Ösophagus, mit Flüssigkeit gefüllte Blasen und erst nachdem diese untereinander zusammengeflossen sind, erfolgt der wahrscheinlich plötzliche Durchbruch in die Lichtung des Ösophagus, und zwar gerade zur Zeit des Beginnes der Schleimsekretion, zur Zeit des Ausschlüpfens. Den in keiner Weise sich von den übrigen Zellen des Ösophagusepithels unterscheidenden Zellen der kompakten Drüsenanlage muß die Fähigkeit zugesprochen werden, seröse Flüssigkeit abzusondern, die sich interzellulär ansammelt und zur Bildung der Vakuolen führt. Erst nach dem Durchbruch des Ausführungsganges beginnt die spezifische Tätigkeit der Drüsenzellen; erst dann sind sie befähigt, Schleim zu sezernieren.

Es erscheint mir bemerkenswert, daß diese Fähigkeit, seröse Flüssigkeit in größerer Menge zum Zwecke der Hohlraumbildung abzusondern, nicht nur den Zellen der Drüsenanlagen zukommt, sondern in ganz gleicher Weise — allerdings auf einer viel früheren Entwicklungsstufe — auch allen übrigen Zellen des Ösophagusepithels.

Bei Vögeln, Reptilien, Amphibien und Fischen verschwindet nach Pensa und Forssner auf einer gewissen Entwicklungsstufe die Lichtung in einem Abschnitte der Speiseröhre vollständig, so daß das Epithel einen soliden Strang darstellt. In letzterem treten später mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume auf, die schließlich miteinander zusammenfließen und so zur Bildung der bleibenden Lichtung führen; ein Vorgang, der genau dem entspricht, was ich in den Drüsenanlagen des Huhnes gesehen habe. Es sind ja auch die Drüsenanlagen ursprünglich nichts anderes als solide Sprossen des Ösophagusepithels.

Ihre Zellen unterscheiden sich in keiner Weise von den übrigen Epithelzellen des Ösophagus und teilen mit letzteren auch die Fähigkeit, in einem gewissen Alter seröse Flüssigkeit abzusondern. Da die Drüsenanlagen sich erst später bilden als das übrige Ösophagusepithel, sie also eine jüngere Zellgeneration darstellen, so ist es begreiflich, daß die Vakuolisierung der Drüsenanlagen auf einen späteren Zeitpunkt fällt als die des Ösophagusepithels.

Bei den Säugetieren bildet das Ösophagusepithel auf keiner Entwicklungsstufe einen soliden Strang, sondern bleibt stets durchgängig. Trotzdem tritt auch hier nach FORSSNER, PENSA und JOHNSON, wenigstens bei vielen Arten (Mensch, Igel, Ratte, Kaninchen, Schwein) eine Vakuolisierung des Speiseröhrenepithels in ganz ähnlicher Weise ein wie bei den übrigen Wirbeltieren, die schließlich durch gegenseitigen Zusammenfluß der Blasen und Durchbruch derselben in die Hauptlichtung zur Erweiterung und endgültigen Formgestaltung der letzteren beiträgt. Vereinzelte Vakuolen im Epithel fand ich sogar noch beim $6^1/_2$monatlichen menschlichen Fetus.

FORSSNER vermutet, daß die Vakuolen im Ösophagusepithel durch aktives Auseinanderrücken der Zellen entstehen. Mir scheint es für den ganz entsprechenden Vorgang in den Drüsenanlagen wahrscheinlicher, daß die Zellen durch Ansammlung von Flüssigkeit, die wohl als Ausscheidungsprodukt der Zellen selbst anzusehen ist, passiv auseinandergedrängt werden. Hierfür spricht schon die stets mehr oder weniger kugelige Form der Blasen bei ihrem ersten Auftreten und weiterhin die Bilder, welche auf einen verhältnismäßig hohen Flüssigkeitsdruck in den Hohlräumen schließen lassen (Vorwölbung der Blasen gegen die Ösophaguslichtung, Dehnung der Blasenwand zu einem ganz dünnen Häutchen).

Wenn PENSA die Vermutung ausspricht, daß derartige erhalten gebliebene embryonale Epithelzysten zur Bildung von Ösophagusdivertikeln den Ausgangspunkt geben könnten, so scheint mir das auch für die Vakuolen in den Drüsenanlagen wahrscheinlich. Es läßt sich wohl denken, daß gelegentlich die Blase des Ausführungsganges nicht zum Platzen kommt, daß also die Verbindung der Drüsenlichtung mit der Lichtung des Ösophagus nicht hergestellt wird. Tatsächlich findet man auch nicht selten derartige Blasen, die durch eine verhältnismäßig dicke Epithelschicht von der Lichtung der Speiseröhre getrennt werden. Es wäre ganz gut möglich, daß bei solchen Blasen der Flüssigkeitsdruck nicht genügt, die Decke zu sprengen. Beginnt nun die Drüse zu sezernieren, so findet das Sekret

keinen Abfluß und wird sich immer mehr und mehr im Drüsenhohlraum ansammeln; es würde eine Retentionszyste entstehen. Käme es dann schließlich unter dem stets steigenden Druck des Sekretes doch noch zum Durchbruch in die Ösophaguslichtung, so entstünde ein Divertikel.

Angaben über die Häufigkeit des Auftretens von Retentionszysten oder Divertikeln im Ösophagus der Vögel sind mir nicht bekannt; mit Ausnahme einer Beobachtung Postmas, wo eine Nebenhöhle des Ösophagus beim Nußhäher (Nucifraga caryocatactes L.) beschrieben wird, von der Barthels bei anderen Vertretern dieser Art nichts fand.

Erst nach Abschluß meiner Untersuchungen fand ich, daß Schreiner bei der Möwe (Larus canus) und bei der Seeschwalbe (Sterna macrura) auf ähnliche Entwicklungsbilder der Ösophagusdrüsen gestoßen ist, wie ich sie für das Hühnchen beschrieben habe. Allerdings standen Schreiner nur frisch ausgeschlüpfte und einwöchige Möwen und ebenso eine etwa eine Woche alte Seeschwalbe zur Verfügung.

Schreiner bemerkt, daß im Oberflächenepithel des Ösophagus der eben ausgeschlüpften Möwe zahlreiche zystenähnliche, verschieden geformte Hohlräume vorkommen, die alle mit der Drüsenentwicklung im Zusammenhange stehen, und weiterhin: »Die ersten Drüsenanlagen werden von soliden Zellenknospen, die von der Basis des Oberflächenepithels ein kleines Stück in das untenliegende Bindegewebe hinabdringen, gebildet.« Im unteren Teil dieser Knospe bildet sich ein kleiner Hohlraum, indem die Zellen auseinanderweichen. In den etwas älteren Anlagen findet man nun, daß die sich gegen das Lumen wendenden Zellen, welche die zentrale Schicht der Knospe bilden, sich mit Schleimfarben tingieren lassen, und das Lumen ist in solchen Knospen mehr oder weniger mit dem produzierten Schleim gefüllt. Da noch kein Ausführungsgang zustande gekommen ist, durch welchen sich dieser Schleim entleeren kann, so wird dieser zwischen die oben liegenden Zellen hinaufgepreßt; diese werden von dem Sekret durchtränkt und quellen auf, werden aber, indem die Sekretmasse an Menge zunimmt, auseinandergesprengt und gegen das umliegende Epithel hin plattgedrückt. Es bilden sich auf diese Weise im Epithel Hohlräume oder Zysten, die mit schleimiger Flüssigkeit angefüllt sind. Das Oberflächenepithel wird vom Zysteninhalt stark hervorgebuchtet und platzt endlich wegen des Druckes. Die Kommunikation mit dem Ösophaguslumen ist infolgedessen eingetreten und der Inhalt entleert sich. Der obere Teil der Zystenwand wird jetzt zum

Ausführungsgang und die vom Zysteninhalt früher komprimierten Zellen scheinen sich rasch zu schleimhaltigen Zellen umzubilden«.

Bei den eine Woche alten Möwen fand Schreiner nur mehr vereinzelte Zysten. Die Drüsen haben im wesentlichen schon denselben Bau erreicht wie bei den erwachsenen Tieren. Ebenso wie bei Larus wurden bei der gleich alten Seeschwalbe noch einzelne Zysten im Oberflächenepithel gefunden, die an die Entwicklung der Drüsen gebunden sind.

Vergleicht man diese Angaben Schreiners mit meinen Befunden, so ergibt sich in den Hauptzügen eine Übereinstimmung in der Drüsenentwicklung bei drei verschiedenen Arten, die es wahrscheinlich macht, daß die beschriebene Entwicklungsart der Ösophagusdrüsen sich vielleicht bei allen Vögeln findet. Einzelne mehr nebensächliche Unterschiede sind zum Teil wohl darauf zurückzuführen, daß Schreiner nur bereits ausgeschlüpfte Tiere untersucht hat. So erwähnt Schreiner nichts vom Vorkommen mehrerer Vakuolen in einer Drüsenanlage, die erst später zu einem gemeinsamen Hohlraum zusammenfließen, sondern spricht nur von einer Zyste, die sich dann weiter ausbreitet. Weiterhin sieht Schreiner in den Zysten einen schleimigen Inhalt, während ich sie mit seröser Flüssigkeit gefüllt finde und erst nach dem Durchbruch in den Ösophagus die Schleimabsonderung auftreten sehe.

Es drängt sich nun die Frage auf, ob dieser bei den Vögeln gefundene Entwicklungsgang der Drüsen sich in weiterer Verbreitung findet, ob bei den Säugetieren und namentlich beim Menschen etwas ähnliches an den Drüsen der Speiseröhre oder an anderen Drüsen während ihrer Entwicklung zu beobachten ist.

Die Angaben über die Entwicklung der Ösophagusdrüsen beim Menschen sind verhältnismäßig spärlich. Schaffer betont das späte Auftreten der Glandulae oesophageae. Sie erscheinen erst beim 7monatlichen Fetus, und zwar in Form solider Epithelknospen, deren oberflächliche Zellage unmittelbar in die basale Zellschicht des Oberflächenepithels übergeht.

Auch Patzelt erwähnt, daß die Schleimdrüsen des Ösophagus sich später als die des Pharynx und der Epiglottis entwickeln. Wenn auch Patzelt über die Entwicklung der Glandulae oesophageae keine speziellen Angaben macht und nur für die Schleimdrüsen des Pharynx erwähnt, daß sie sich in gleicher Weise wie die Drüsen an der Epiglottis entwickeln, jedoch etwas langsamer, so darf wohl angenommen werden, daß auch die Ausbildung der Ösophagusdrüsen nicht wesent-

lich von der der Epiglottisdrüsen abweicht. Über die Entwicklung der letzteren äußert sich Patzelt ausführlicher. Die ersten Anlagen erscheinen in Form von hellen glykogenreichen Zellgruppen innerhalb des Flimmerepithels. Diese Zellgruppen werden von den Flimmerzellen seitlich überwuchert und zusammengedrängt, so daß sie allmählich in die Tiefe der sich verbreiternden Epithelschicht gelangen und sich radiär um das dadurch gebildete Grübchen anordnen. So entstehen den endoepithelialen Drüsen ähnliche Gebilde. Durch Zellwucherung rückt die ganze Anlage weiter in die Tiefe in die Lamina propria vor. Auch gegen die Oberfläche hin bildet sich eine kuppenförmige Vorwölbung. Gleichzeitig wird durch diese Epithelwucherung die früher schlauchförmige Lichtung zu einem kurzen Spalt verschmälert, der an der Kuppe mündet. Auf dieser Entwicklungsstufe bilden also die Drüsen der Hauptsache nach solide Zellgruppen. Durch weiteres Vordringen in die Tiefe entstehen dann dünne, zunächst noch solide Zellstränge mit keulenförmig verdickten Enden. Über die Bildung der endgültigen Drüsenlichtung äußert sich Patzelt nicht ausführlicher, sondern erwähnt nur, daß diese kompakten Anlagen später eine Lichtung bekommen.

Nach Nakamura erfährt die Entwicklung der Schleimdrüsen des Ösophagus mit der Geburt noch nicht ihren Abschluß. Bei einem Neugeborenen fand er neben Drüsen, die schon vollkommen entwickelt waren, zwei Schleimdrüsengruppen, deren Lichtung nicht mit der des Ösophagus in Verbindung stand, sondern an der Mündungsstelle durch eine Epithelplatte abgeschlossen erschien. Aus der Literaturzusammenstellung über die Zysten des Ösophagus, die Nakamura gibt, geht hervor, daß fast ausnahmslos die Zysten als Folgeerscheinung eines sekundär eintretenden Verschlusses der Mündungsstelle oder des Hauptausführungsganges aufgefaßt werden. Er selbst gibt diese Möglichkeit zu, glaubt aber, daß auch eine »fötale Epithelokklusion oder mangelhafte Lichtung im Hauptausführungsgang als Folge einer Entwicklungshemmung im fötalen und auch postfötalen Leben« zur Bildung von Zysten führen dürfte.

So erhalten wir aus den vorliegenden Literaturangaben kein rechtes Bild über den Vorgang, der zur Bildung der Lichtung in den Schleimdrüsenanlagen des Ösophagus führt. Zur Klärung dieser Frage schien es mir geboten, die Entwicklung der menschlichen Ösophagusdrüsen namentlich mit Bezug auf die Bildung der Lichtung zu untersuchen. Zu diesem Zwecke zerlegte ich die ganze Speiseröhre eines etwa $6^1/_2$ monatlichen menschlichen Fetus in Reihenschnitte.

Leider waren nur im Anfangsteil des Ösophagus einige wenige Drüsenanlagen vorhanden, während in der ganzen übrigen Speiseröhre noch nichts von solchen zu sehen war. In einigen der Anlagen besitzt das Endstück und auch ein Teil des Ausführungsganges schon eine Lichtung, während der Mündungsteil des Ausführungsganges noch kompakt erscheint. Wenn auch die betreffende Schnittreihe nicht geeignet erscheint, nähere Aufschlüsse über feinere Einzelheiten der Lichtungbildung zu geben, so ist demnach doch so viel daraus zu entnehmen, daß auch hier die Bildung der Drüsenlichtung unabhängig von der Ösophaguslichtung, innerhalb der Drüsenanlage selbst, erfolgt und daß es erst sekundär zum Durchbruch der Drüsenlichtung in die Lichtung der Speiseröhre kommt; daß somit die Bildung der Lichtung in den menschlichen Ösophagusdrüsen grundsätzlich mit der beim Hühnchen übereinstimmt. Natürlich wird schon wegen der schlauchartigen Form der Ösophagusdrüsen des Menschen der Vorgang der Lichtungbildung weniger in die Augen springende Bilder aufweisen, als dies beim Huhn mit seinen sackförmigen, also mit weiter Lichtung versehenen Drüsen der Fall ist[1].

Durch diesen Bildungsvorgang der Drüsenlichtung würde sich auch das verhältnismäßig häufige Vorkommen von Retentionszysten im menschlichen Ösophagus erklären lassen, und zwar, wie mir scheint, leichter als durch die Annahme eines sekundär eintretenden Verschlusses des Ausführungsganges.

Schaffer nimmt an, daß die auffallend enge Lichtung des Ausführungsganges im Bereiche des geschichteten Pflasterepithels der Oberfläche zu Erweiterungen der tiefer gelegenen Abschnitte des Ausführungsganges führt und daß mit zunehmendem Alter diese

[1] Ist somit wenigstens in bezug auf die Bildung der Lichtung ein Vergleich der Glandulae oesophageae der Vögel mit denen des Menschen möglich, obwohl sie sich in anderer Beziehung (Lage, Form) recht wesentlich voneinander unterscheiden, so erscheint ein Vergleich der ersteren mit den oberen kardialen Ösophagusdrüsen (Schaffer) oder Magenschleimhautinseln (Schridde) des Menschen in keiner Beziehung gestattet. Beide haben wohl nur die Lage in der Lamina propria gemein, unterscheiden sich aber im übrigen durchwegs voneinander: im Verbreitungsgebiet, in ihrem Sekret und namentlich auch in der Entwicklung, wie letzteres aus den Untersuchungen Boerner-Patzelts hervorgeht. Die Magenschleimhautinseln werden zum Unterschiede von den Glandulae oesophageae verhältnismäßig früh (zwischen 10. und 12. Woche) angelegt. Die in ihrem Bereiche vorhandenen Drüsen entstehen nicht aus soliden Epithelsprossen, sondern sind vom Anfange an mit einer Lichtung versehene Einbuchtungen.

Erweiterung beträchtliche Ausdehnung annehmen kann. Schließlich kann es zum vollständigen Verschluß der Drüsenmündung kommen, der infolge der fortdauernden Sekretstauung zur Zystenbildung führt.

An Stelle der Mündung findet man dann nach SCHAFFER »einen mehr oder weniger weit in die Tiefe reichenden, soliden oder unterhalb des Oberflächenepithels noch wegsamen Epithelzapfen, der mit dem zystisch erweiterten Gang noch zusammenhängen kann oder aber bereits von demselben abgeschnürt erscheint. Verfolgt man dieses eigentümliche Verhalten in der Serie, so findet man bis 0,8 mm weite, mit freiem Auge sichtbare, verzweigte und stark gewundene Kanäle in der Submukosa, die gegen die Schleimhaut hin blind endigen und von Schleimgerinnsel erfüllt sind.« Beim 67jährigen Mann fand SCHAFFER einen derartigen Gangabschnitt in eine rundliche, 3—4 mm große, mit käsigem Inhalt erfüllte Zyste umgewandelt.

Diese Beschreibung SCHAFFERS von der Entstehung der Zysten in der menschlichen Speiseröhre scheint mir ein weiterer Beleg dafür, daß auch beim Menschen die Drüsenentwicklung grundsätzlich mit der beim Hühnchen übereinstimmt. Geht die Bildung der Drüsenlichtung nicht von der Lichtung des Ösophagus aus, sondern entsteht die Lichtung der Drüse unabhängig von letzterer innerhalb der soliden Drüsenanlage, so wäre es leicht verständlich, daß gelegentlich einmal die Vakuolisierung der kompakten Zellmasse, die den späteren Ausführungsgang bildet, mangelhaft sein oder auch ganz ausbleiben könnte, daß die Vakuolisierung nur in jenem Bereiche der Drüsenanlage auftritt, der den sezernierenden Abschnitt liefert. Sobald nun die Drüsenzellen zu sezernieren beginnen, muß sich das Sekret immer mehr und mehr in den Drüsenendstücken ansammeln, da es den Abflußweg gegen die Lichtung des Ösophagus hin durch eine solide Zellmasse verschlossen findet. Die weitere Folge wäre Ausweitung der Drüsenendstücke, Zystenbildung und schließlich Degenerationserscheinungen am sezernierenden Epithel.

Daß die Bildungsart der Drüsenlichtung, wie ich sie in den Glandulae oesophageae gefunden habe, auch an anderen Drüsen vorkommt, geht aus der Beschreibung hervor, die CHIEVITZ von der Entwicklung der »Glandulae alveololinguales« (= Gland. sublingualis polystomatica) des Schweines gibt. In den soliden, zapfenförmigen Drüsenanlagen beginnt nach CHIEVITZ die Bildung der Lichtung damit, daß zunächst in der Nähe der späteren Ausmündungsstelle zwischen den zentralen Zellen spaltförmige Räume entstehen, welche anfangs durch die polygonale Gestalt der sie begrenzenden Zellen

einen unregelmäßigen, zickzackförmigen Verlauf haben. Später dehnen sich die Spalten aus und ihre Wände werden geglättet. Die Kanalisation schreitet nach beiden Richtungen, d. h. gegen die Mündungsstelle sowie gegen das blinde Drüsenende hin fort. In den Spalträumen findet man keine Spuren von zugrunde gegangenen Zellen, und daher nimmt CHIEVITZ an, daß das Drüsenlumen lediglich durch Erweiterung der Interzellularräume entsteht; »wahrscheinlich wird diese Erweiterung durch den Druck einer zwischen den zentralen Zellen reichlicher abgesonderten Flüssigkeit bewirkt«.

Auch MORAL fand, daß die Bildung der Lichtung in der Parotisanlage etwa in der Mitte des noch unverzweigten, soliden Epithelstranges durch Auseinanderweichen der Zellen beginnt.

Weiterhin wären die Schweißdrüsen zu nennen, in denen nach der Beschreibung von PINKUS die Bildung der Lichtung in ähnlicher Weise vor sich geht. Nach PINKUS beginnt vom 7. Monate an in den soliden Schweißdrüsenanlagen sich die Lichtung in der Weise auszubilden, daß beginnende Sekretion größere Interzellularspalten erzeugt, die weiterhin zu einem gemeinsamen Hohlraum zusammenfließen. Im Mündungsteil der Schweißdrüsenanlage entsteht ein Lumen für sich, das sich erst später mit der Lichtung des Drüsenschlauches vereinigt. In ganz ähnlicher Weise hat PINKUS auch die Bildung der Lichtung in Nasendrüsen gesehen und auch abgebildet. In der betreffenden Abbildung handelt es sich um eine solide Drüsenanlage, deren mittlerer Teil schon eine Lichtung zeigt und ebenso, aber vollständig unabhängig von dieser, in der Gegend der späteren Mündungsstelle zwei große Vakuolen trägt, die aber noch nicht das Oberflächenepithel durchbrochen haben.

Vielleicht wäre durch die geschilderte Art der Kanalisierung der kompakten Drüsenanlagen auch das von BROMAN beschriebene Vorkommen von ausführungsganglosen Drüsen in der Schnauze von Gürteltierembryonen (Tatusia) zu erklären. Nach BROMAN entstehen bei etwa 3 cm langen Tatuembryonen mehrere Hautdrüsen in der Schnauzenspitze, die sich normalerweise vollständig abschnüren, aber sich trotzdem wenigstens bis zum Stadium von 6,5 cm Länge progressiv weiterentwickeln. Nach meiner Ansicht könnte es sich um Drüsenanlagen handeln, die ursprünglich als solide Sprossen des Oberflächenepithels sich in die Tiefe senken, in denen dann weiterhin die Lichtungbildung in der von mir für die Speiseröhrendrüsen geschilderten Weise beginnt, aber nicht auf den Ausführungsgang übergreift, so daß also die Lichtungen der Drüsenendstücke überhaupt

nie mit der Oberfläche in Verbindung treten. Der dem Ausführungsgang entsprechende solide Zellstrang dürfte sich dann vollständig rückbilden, wofür die Angabe Bromans spricht, daß beim 4,7 cm langen Embryo Epithelperlen vorkommen, welche weder mit dem Hautepithel noch mit den Drüsen in Verbindung stehen, sondern eine Mittellage zwischen beiden einnehmen. Auch Broman deutet diese Epithelperlen als abgeschnürte Reste der ehemaligen Ausführungsgänge. Es dürften demnach diese Drüsen als rudimentäre Bildungen angesehen werden, die infolge einer Entwicklungshemmung (Ausbleiben der Kanalisierung des Ausführungsganges) niemals ihre Ausmündung an der Hautoberfläche gefunden haben.

Es wäre wünschenswert, wenn auch bei anderen Drüsen der Bildungsart der Lichtung größere Beachtung geschenkt würde, als dies bisher geschehen ist; daß man sich in Zukunft nicht damit begnügt, festzustellen, daß eine Drüse als solider Epithelsproß angelegt wird, der später einen Hohlraum erhält, sondern klarzulegen trachtet, wie dieser Kanalisierungsvorgang vor sich geht. Ob nämlich die Lichtung sich von der Oberfläche aus, d. h. von der späteren Mündungsstelle, als Einsenkung bildet, oder ob, wie wir das in so auffälliger Weise beim Hühnchen gesehen haben, die Lichtung sich selbständig innerhalb der kompakten Drüsenanlage entwickelt und erst sekundär an der Mündungsstelle gegen die Oberfläche durchbricht. Dieser Frage scheint mir, wie schon angedeutet, insofern eine gewisse praktische Bedeutung zuzukommen, als Drüsen mit der letzteren Bildungsart der Lichtung gelegentlich zur Bildung von angeborenen Retentionszysten führen dürften, was bei Drüsen nach der ersteren Bildungsart kaum der Fall sein könnte.

Jedenfalls sind entwicklungsgeschichtlich mit Bezug auf die Bildung der Lichtung zwei Haupttypen von Drüsen auseinanderzuhalten:

1. Drüsen, die als Hohlsprossen des Oberflächenepithels angelegt werden, wo also schon gleichzeitig mit dem Drüsenepithel auch die Lichtung gebildet wird und diese von Anfang an mit der Oberfläche in Verbindung steht, wie dies bei den Magen- und Darmdrüsen der Fall zu sein scheint.

2. Drüsen, die als solide Sprossen des Oberflächenepithels angelegt werden und erst später eine Lichtung erhalten (Speicheldrüsen im weiteren Sinne des Wortes, Schweißdrüsen usw.). Bei der letzteren Gruppe wären zwei Möglichkeiten der Bildung der Drüsenlichtung gegeben:

a) Die Lichtung bildet sich als Einbuchtung von der Oberfläche aus und schreitet weiterhin gegen das blinde Ende der Drüse fort, so daß also zunächst die Drüsenmündung entsteht und von hier aus kontinuierlich die übrige Drüsenlichtung.

b) Die Lichtung bildet sich innerhalb der soliden Anlage unabhängig von der Oberfläche und bricht erst sekundär gegen die Oberfläche durch, so daß also die Drüsenmündung den zuletzt entstehenden Teil der Drüsenlichtung bildet (Ösophagusdrüsen der Vögel und des Menschen, Glandula sublingualis polystomatica des Schweines, Schweißdrüsen, Nasendrüsen).

Natürlich könnten auch Kombinationen dieser verschiedenen Bildungsarten der Lichtung, namentlich bei verzweigten Drüsen, vorkommen; etwa in der Weise, daß zunächst eine Drüse sich als Hohlsproß des Oberflächenepithels entwickelt, daß dann vom blinden Ende aus kompakte Seitensprossen auswachsen, die dann entweder von der Lichtung des Hauptausführungsganges aus oder unabhängig von dieser kanalisiert werden.

Schriftenverzeichnis.

1. Barthels, Philipp, Beitrag zur Histologie des Ösophagus der Vögel. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 59. 1895.
2. Boerner-Patzelt, Dora, Die Entwicklung der Magenschleimhautinseln im oberen Anteil des Ösophagus von ihrem ersten Auftreten bis zur Geburt. Anat. Anz. 55. 1922.
3. Broman, Ivar, Über rätselhafte endokrine (?) Drüsenhaufen in der Schnauze des Gürteltieres. Anat. Anz. 50. 1917.
4. Chievitz, J. H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Speicheldrüsen. Arch. f. Anat. 1885.
5. Flint, Joseph Marshall, The organogenesis of the Oesophagus. Anat. Anz. 30. 1907.
6. Forssner, Hjalmar, Die angeborenen Darm- und Ösophagusatresien. Anat. Hefte. 34. 1907.
7. Greschik, Eugen, Der Verdauungskanal der Rotbugamazone (Androglossa aestiva Lath.). Ein Beitrag zur Phylogenie der Ösophagealdrüsen der Vögel. Aquila. 24. 1917.
8. Johnson, Franklin P., The development of the mucous membrane of the oesophagus, stomach and small intestine in the human embryo. Amer. Journ. of Anat. 10. 1910.
9. Moral, Hans, Über die ersten Entwicklungsstadien der Glandula Parotis. Anat. Hefte. 47. 1912.
10. Nakamura, Nobu, Über die Zysten des Ösophagus und ihre Bedeutung. Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstit. 1. 1914.

11. Patzelt, Viktor, Über die menschliche Epiglottis und die Entwicklung des Epithels in den Nachbargebieten. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 70 1923.
12. Pensa, Antonio, Osservazioni sullo sviluppo dell' esophago nell' uomo e in altri vertebrati. Anat. Anz. 36. 1910.
13. Pinkus, Felix, Die Entwicklungsgeschichte der Haut. Handb. d. Entwicklungsgesch. d. Menschen v. Keibel u. Mall. Bd. I. Leipzig 1910.
14. Postma, G., Bijdrage tot de kennis van den bouw van het darmkanal der vogels. Leiden 1887. (Zit. nach Barthels.)
15. Schaffer, Josef, Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Kl. 106. 1897.
16. —— Die oberen kardialen Ösophagusdrüsen und ihre Entstehung. Arch. f. pathol. Anat. 177. 1904.
17. Schreiner, K. E., Beiträge zur Histologie und Embryologie des Vorderdarmes der Vögel. I. Vergleichende Morphologie des feineren Baues. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 68. 1900.
18. Schridde, Hermann, Über Magenschleimhautinseln vom Bau der Kardialdrüsenzone und Fundusdrüsenregion und den unteren ösophagealen Kardialdrüsen gleichende Drüsen im obersten Ösophagusabschnitt. Arch. f. pathol. Anat. 175. 1904.

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Berlin.
Vorstand: Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Fick.)

Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere.

Von

Prof. Dr. **Paul Röthig.**

10. Über die Faserzüge im Vorder- und Zwischenhirn der Anuren.

Mit 38 Textfiguren und einem Schema.

(Eingegangen am 28. Februar 1925.)

In der folgenden Arbeit sollen die markhaltigen und marklosen Faserzüge im Vorderhirn und Zwischenhirn von Rana und Bufo geschildert werden, wie sie sich mir beim Studium zahlreicher Weigert- und Imprägnationsserien ergaben. Mir standen zur Verfügung von Rana 5 Weigert- und 3 Bielschowsky-Serien, von Bufo 3 Weigert- und 5 Bielschowsky-Serien; dazu kamen noch eine Anzahl Serien, die nach den verschiedensten Imprägnationsverfahren imprägniert waren und eine Frontalserie von Rana, bei der das Gehirn, nach dem Vorgang von Erik Müller (1900) für die Neuroglia von Myxine, mit Kal. bichrom.-Formol fixiert, dann in Paraffin eingebettet und in Schnitten mit Eisenalaun-Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt war. Es zeigte Zellen und Fasern recht instruktiv. Unter den Imprägnationspräparaten ergab mir auch eine mit Hegonon imprägnierte Serie brauchbare Resultate. Ich erwähne dies, weil meines Wissens Hegonon zur Imprägnation bisher noch nicht verwandt worden ist. Die Schnittserien waren angelegt nach den drei Richtungen des Raumes (horizontal, sagittal und besonders frontal).

Die Zahlen bei den Abbildungen der vorliegenden Arbeit bezeichnen, wie bei meiner letzten Arbeit (1924), Objektträger, Schnittreihe und Schnitt.

Die Zellanordnungen im Vorderhirn von Rana und Bufo sind in meiner großen, in der holländischen Akademie der Wissenschaften in Amsterdam 1912 erschienenen Arbeit eingehend dargelegt worden; diejenigen des Zwischenhirns habe ich in meinem achten Beitrag 1923 geschildert, so daß ich hierfür auf beide Untersuchungen verweisen kann.

Die sachlichen Ausführungen auch der vorliegenden Arbeit waren bereits vor dem Kriege gemacht worden; es trifft daher für sie das Gleiche zu, was ich in der Vorbemerkung zu meinem achten Beitrag gesagt habe. Auch bei der jetzt erfolgten erneuten Durcharbeitung habe ich nennenswerte Änderungen meiner damaligen Beobachtungen und Aufzeichnungen nicht vorzunehmen gehabt. Ebenso war das in Fig. 37 jetzt veröffentlichte Schema bereits 1913 entworfen worden; es brauchte nur unwesentlich modifiziert zu werden.

Seinerzeit hatte ich beabsichtigt, das Zentralnervensystem von Bufo einer monographischen Darstellung zu unterziehen. Die Zeitverhältnisse haben dies unmöglich gemacht; daher habe ich nunmehr auch Bufo bei der vorliegenden Arbeit mit herangezogen und in Vergleich gesetzt zu Rana.

Bevor ich jetzt zu der eigentlichen Beschreibung meiner Befunde und Auffassung übergehe, möchte ich Folgendes besonders hervorheben: Nach meiner Auffassung gibt es bei den Anuren wenige größere, zum Teil diffus angeordnete Faserkategorien. Es ist bei ihnen nach dem jetzigen Stande der Technik oftmals äußerst schwierig, wenn nicht unmöglich, die distinkten von anderen Forschern bei anderen Tieren beschriebenen Züge als besondere, geschlossene Bündel und Bündelchen nachzuweisen. Sie sind bei ihnen vielfach enthalten zu denken in eben den größeren, lockeren Faserarealen. Ich habe daher in meiner folgenden Darstellung bewußt diese Faserkategorien als zunächst zusammengehörige Faserzüge geschildert, und dann erst die Einzelzüge erwähnt, die nach der Literatur wahrscheinlich in ihnen enthalten sind. Ich glaube, daß man so am leichtesten zu einer plastischen Anschauung der oft recht schwer zu deutenden und zu übersehenden Verhältnisse kommt.

Die Literatur bis zum Jahre 1912 ist in den literarischen Anhängen meiner Siren lacertina- und Necturusarbeit, sowie in meiner Arbeit vom Jahre 1912, eingehend berücksichtigt und mit

meiner Auffassung in Beziehung gesetzt worden. Auch für die vorliegende Arbeit kann auf meine dortigen Ausführungen verwiesen werden.

Ich beginne nunmehr mit der Beschreibung der Faserzüge im

Bulbus olfactorius.

Zwischen ihm und dem Lobus olfactorius ist ausgespannt die Radiatio bulbo-corticalis (s. bulbo-lobaris), wie man nach dem Vorgange von L. EDINGER die Gesamtheit der zwischen beiden bestehenden Faserverbindungen bezeichnet. EDINGER sprach von einer Radiatio bulbo-corticalis, vielleicht ist es besser, statt dessen Radiatio bulbo-lobaris zu sagen. Sie zeigt der Horizontalschnitt von Rana in Fig. 1, und ihre Zusammensetzung aus einzelnen Wurzeln ergibt sich aus den Schemata in den Fig. 2—4a.

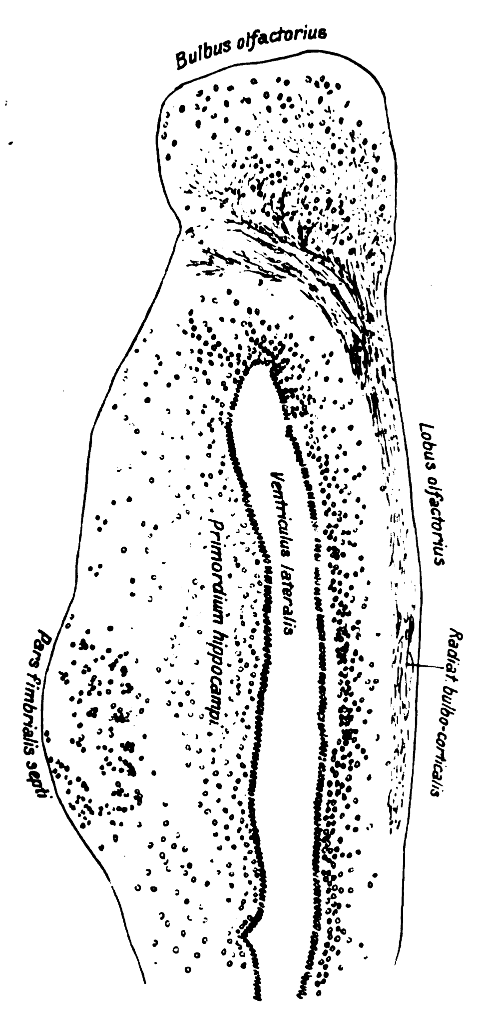


Fig. 1.
Rana (Amphibien Nr. 35). Horizontalserie.
BIELSCHOWSKY 13—4—2.

Das Stratum granulosum des Bulbus olfactorius wird von einem dichten und diffusen Fasernetz durchzogen, das sich besonders deutlich auf den BIELSCHOWSKY-Präparaten hervorhebt. Von ihm gelangen Verbindungen (a der Schemata) zu den oberflächlichen und tiefen Teilen der die zentrale Körnergruppe (Stratum granulosum) umgebenden Schichten. Am lateralen Rande dieser zentralen Körnergruppe liegt ein kaudal verlaufender Längszug.

Frontal entsteht aus dem Stratum granulosum zunächst die Radix olfactoria

lateralis, die am lateralen Bulbusrande in die kaudale Richtung umbiegt und sich nach kurzem Verlaufe dort verliert, sodann am dorsalen Bulbusumfang die Radix olf. dorsalis und dorsolateralis, die dort eine dichte und zahlreiche Menge kaudal verlaufender Fasern erzeugen. Aus diesem so entstandenen Faserareal sondert sich lateral, je mehr wir in der Frontalserie kaudalwärts kommen, ein starker und prägnanter Faserzug ab, der Tract. olf.

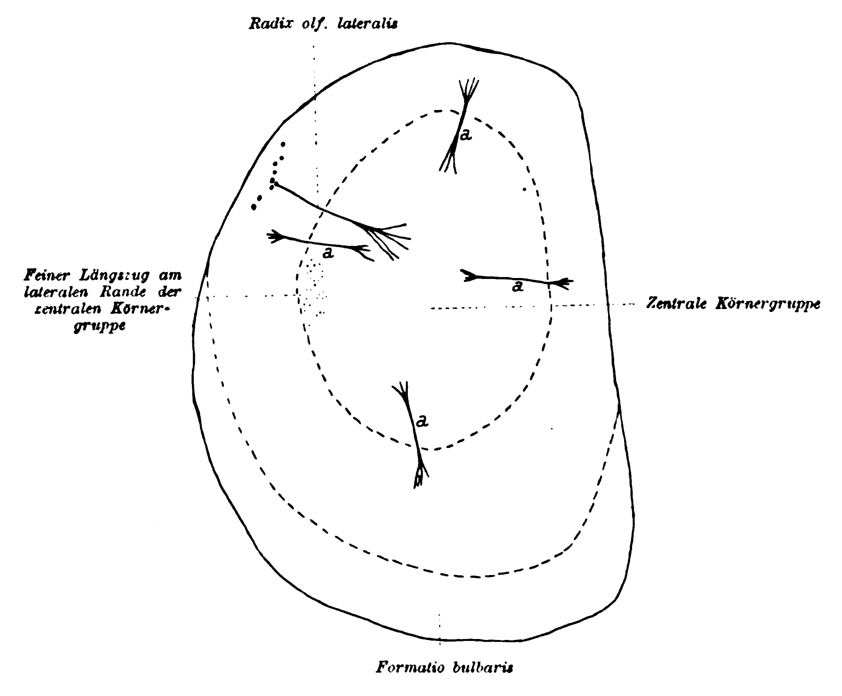


Fig. 2.

Rana. Bestandteile der Radiatio bulbo-corticalis (bulbo-lobaris).

a Diffuse Verbindungen zwischen dem Fasernetz der zentralen Körnergruppe und den oberflächlichen und tiefen Schichten des Bulbus olfactorius.

lateralis. Er umfaßt im Lobus olfactorius ein breites Gebiet am lateralen Rande desselben, rückt, durch weitere Wurzelbündel verstärkt, allmählich immer mehr ventral und zerfällt dabei in einzelne, oft sehr deutlich abgrenzbare Bündel. Aus seinem Areal verlaufen in der Höhe des Bulbulus accessorius bogenförmig Fasern hinein in die Prominentia cell. lat.

Dorsal zieht im Bulbus olf. aus dem Ursprungsgebiet der Radix olf. dorsalis der Tract. olf. dorsalis kaudalwärts.

Radix olf. dorsalis, dorso-lateralis und lateralis, sowie den Tr. olf. lateralis zeigen die Frontalschnitte von Rana und Bufo in den Fig. 5, 6, 7, 8, 9, 10 und 20, 21, 23.

Am dorso-medialen Umfange des Bulbus olfactorius entsteht die Radix olf. medialis (Fig. 6, 7, 8 [Rana], 20, 21, 22, 23 [Bufo]), die weiterhin an Fasern Zuwachs erhält aus der Eminentia postolf. (Fig. 6, 7, 21, 23). In der Höhe derselben scheint ein geringer Faseraustausch mit der anderen Seite stattzufinden.

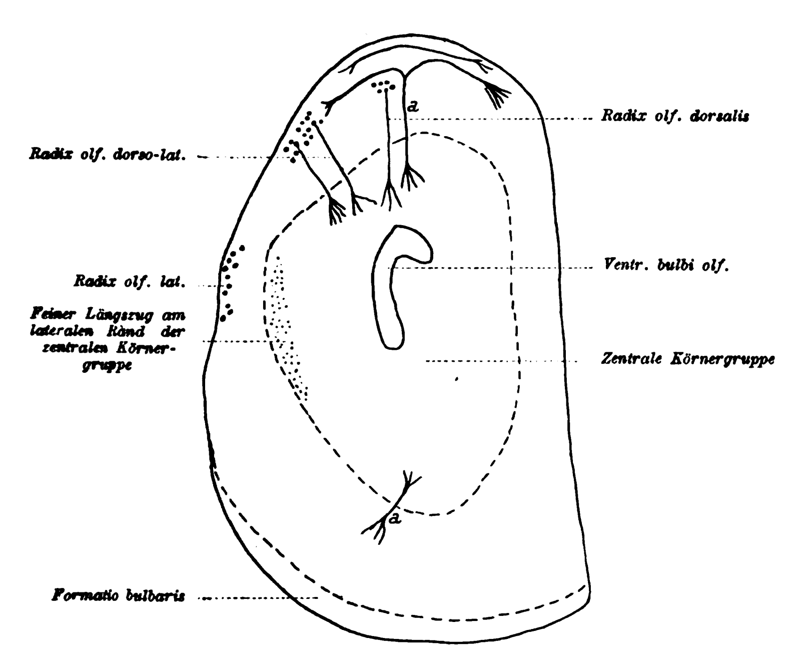


Fig. 3.

Rana. Bestandteile der Radiatio bulbo-corticalis (bulbo-lobaris).
a Diffuse Verbindungen zwischen dem Fasernetz der zentralen Körnergruppe und den oberflächlichen und tiefen Schichten des Bulbus olfactorius.

Nach kurzem kaudalen Verlaufe verliert sich die Radix olf. medialis an der medialen Fläche des Lobus olf., dicht an der Incisura interlobaris (interhemisphaerica) und in der Gegend des Anfangsgebietes des medialen Vorderhirnbündels sowie im frontalen Primordium hipp.

Ein gleiches Verhalten beschreibt Ariens Kappers (1921 S. 1004, 1918 S. 42) bei Rana mugiens (catesbyana) von seinem Tract. olf. medialis.

Bei Bufo reicht die Radix olf. medialis weiter ventral als bei Rana (Fig. 8 und 22, 23).

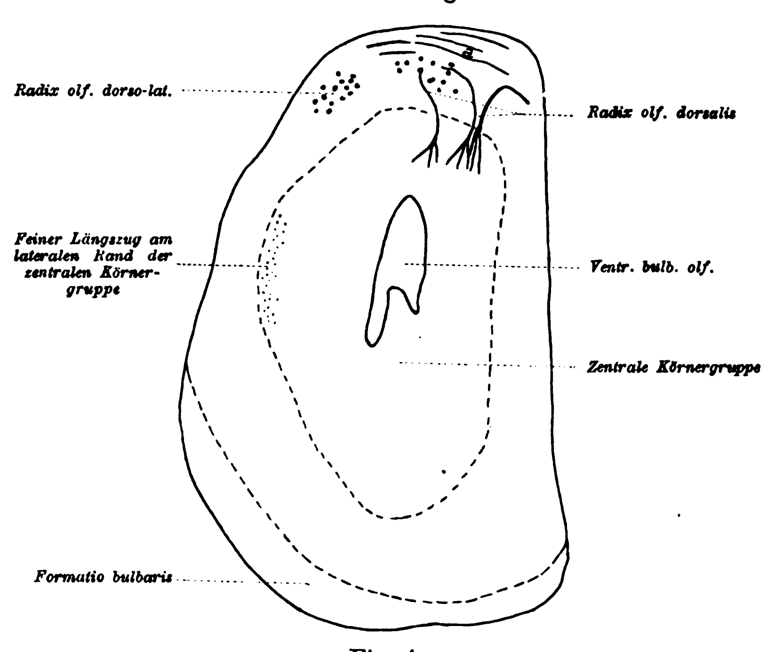


Fig. 4.
Rana. Bestandteile der Radiatio bulbo-corticalis (bulbo-lobaris). *a* Siehe vorige Figuren.

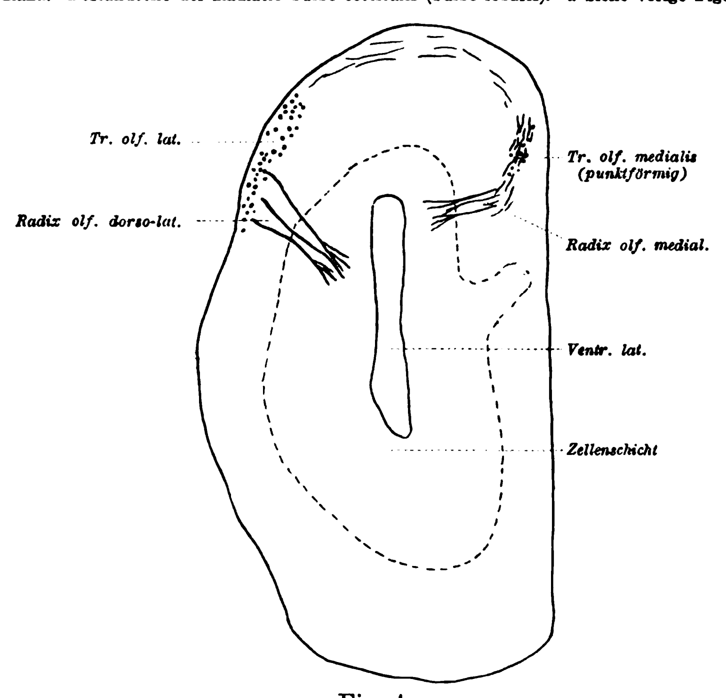


Fig. 4a.
Rana. Bestandteile der Formatio bulbo-corticalis (bulbo-lobaris).

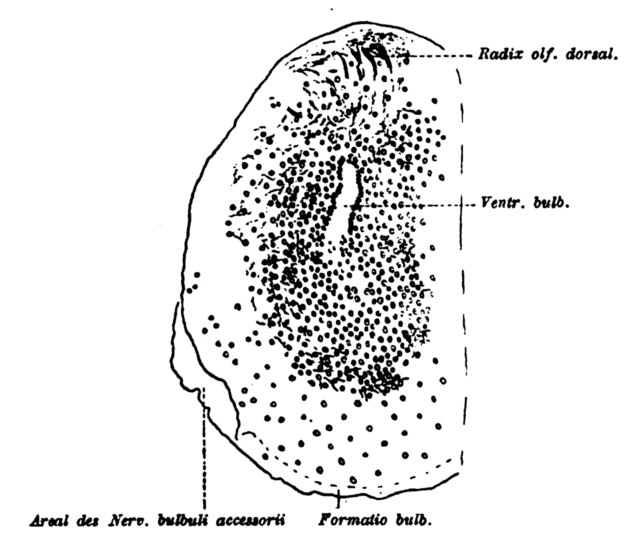


Fig. 5.

Rana (Amphibien Nr. 26). Frontalserie.
BIELSCHOWSKY 6—1—5.

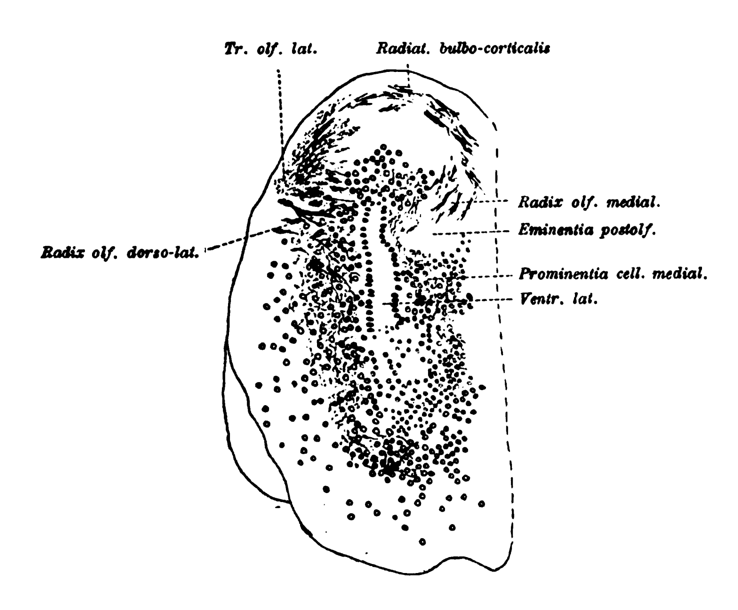


Fig. 6.

Rana (Amphibien Nr. 26). Frontalserie.
BIELSCHOWSKY 6—4—3.

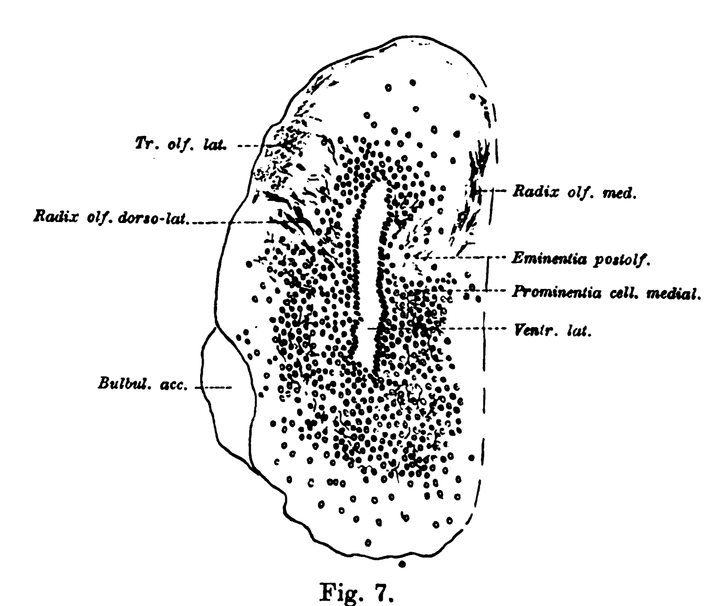


Fig. 7.
Rana (Amphibien Nr. 26). Frontalserie. BIELSCHOWSKY 6—6—7.

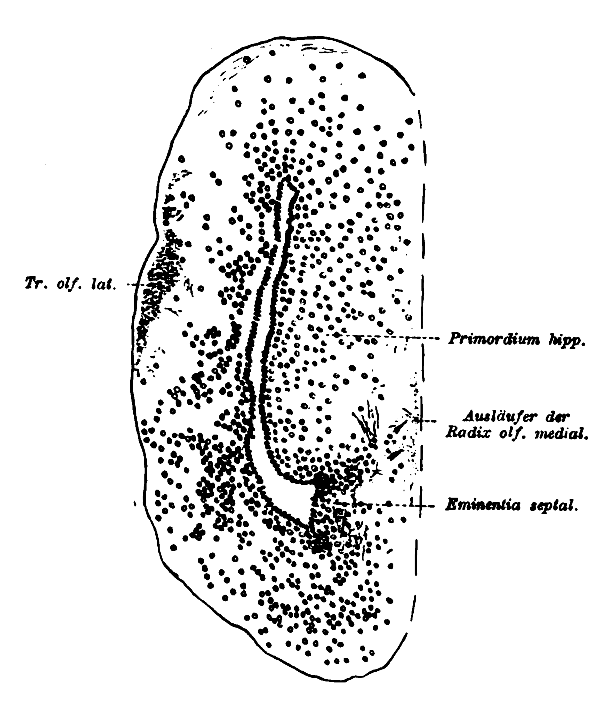


Fig. 8.
Rana (Amphibien Nr. 26). Frontalserie. BIELSCHOWSKY 7—6—5.

Kehren wir nunmehr zu dem Tr. olf. lat. und seinem weiteren Verlauf zurück.

Er war (Fig. 10, 11 [Rana], Fig. 22 [Bufo]) allmählich latero-ventral gerückt. Diesen Verlauf setzt er fort, bis er am Polus post. des Lobus olf. die ventrale Fläche desselben erreicht hat, biegt dann (Fig. 12 [Rana], Fig. 24 [Bufo]) scharf dorsalwärts um und gelangt

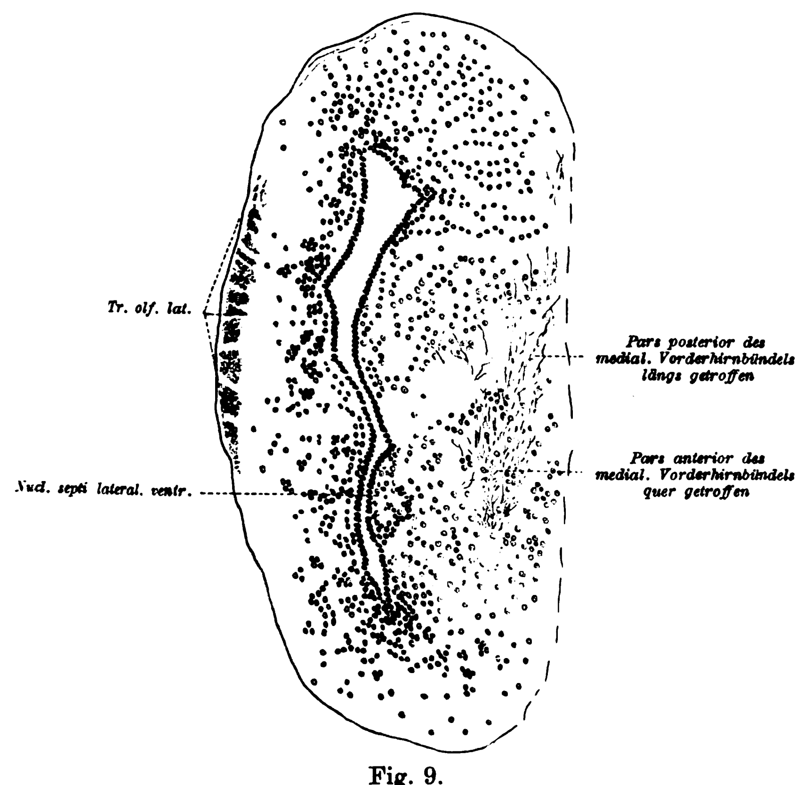


Fig. 9.
Rana (Amphibien Nr. 26). Frontalserie. BIELSCHOWSKY 8—6—2.

in die Habenulargegend. Dort endigt vermutlich ein Teil im Ggl. hab.; ein anderer durchzieht deutlich die Commissura superior s. hab., um auf der anderen Seite den kontralateralen Tr. olf. lat. zu treffen. Es liegt also im Tr. olf. lat. ein frontalwärts offenes bogenförmiges System, bei dem die Anfänge der Schenkel in den Bulbi olf., der Scheitel in der Comm. hab. s. sup. sich befindet. Dadurch ist eine Verbindung der Bulbi olf. miteinander und mit der Habenulargegend gegeben. Demnach müssen wir im Tr. olf. lat. einen Tr. bulbo-bulbaris und einen Tr. bulbo-habenularis abtrennen. Aller

Wahrscheinlichkeit nach aber endigen andere Teile des Tr. olf. lat. auf seinem langen Verlaufe in den Seitenteilen des Lobus olf. bis hinein in den Polus post. (Fig. 12), bilden also einen Tr. bulbo-lobaris bzw. bulbo-occipitalis (ARIENS KAPPERS 1921, S. 1005, EDINGER Tr. bulbo-corticalis).

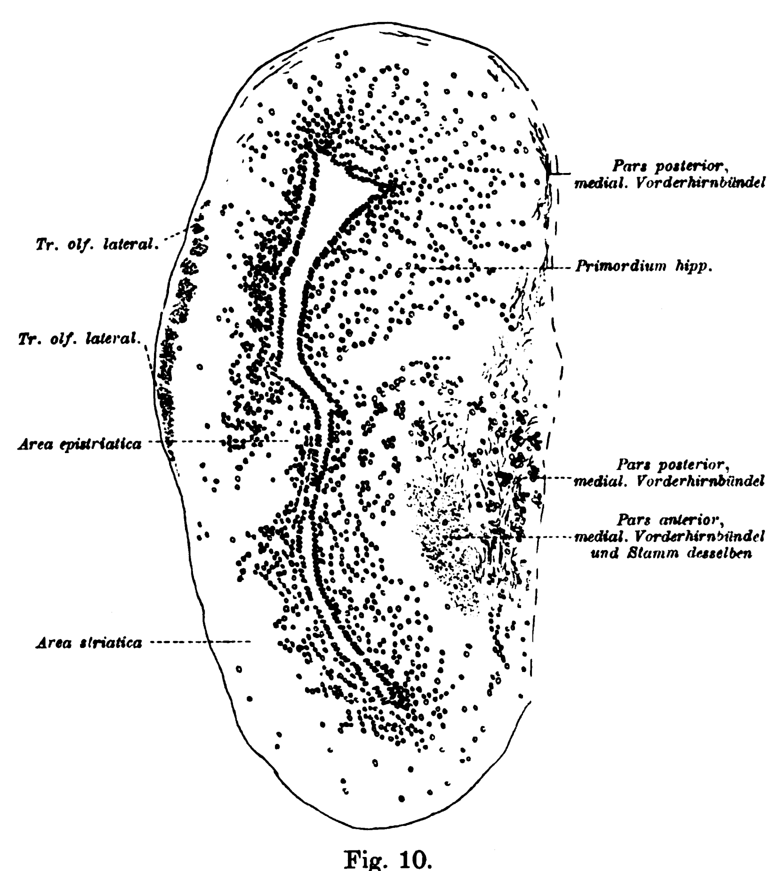


Fig. 10.
Rana (Amphibien Nr. 26). Frontalserie. BIELSCHOWSKY 9—5—3.

Meine Beobachtungen einer Radix olf. medialis und Radix olf. lat. decken sich zum Teil mit den Befunden von P. SNESSAREW (1908). Wenn er dagegen S. 118 angibt, daß die mediale Riechwurzel ventralwärts das Basalvorderhirnbündel von außen umbiegt und nach Vereinigung mit der Radix olf. lat. in die Comm. suprema (= Comm. hab.) und durch diese in die andere Hemisphäre übergeht, so erscheint mir dies irrig. Wohl aber können wir den Tract. bulbo-bulbaris wiederfinden in der P. SNESSAREWschen Mitteilung, daß die Radix olf. lat. durch

die Commissura suprema hindurch in die andere Hemisphäre übergeht und sich im Lobus olf. (= Bulb. olf.) der gekreuzten Seite verzweigt (S. 110 und 111).

Einen Tr. olfactorius ventro-lateralis im C. J. HERRICKschen (1921), oder Tr. bulbo-epistriaticus im ARIENS KAPPERSschen

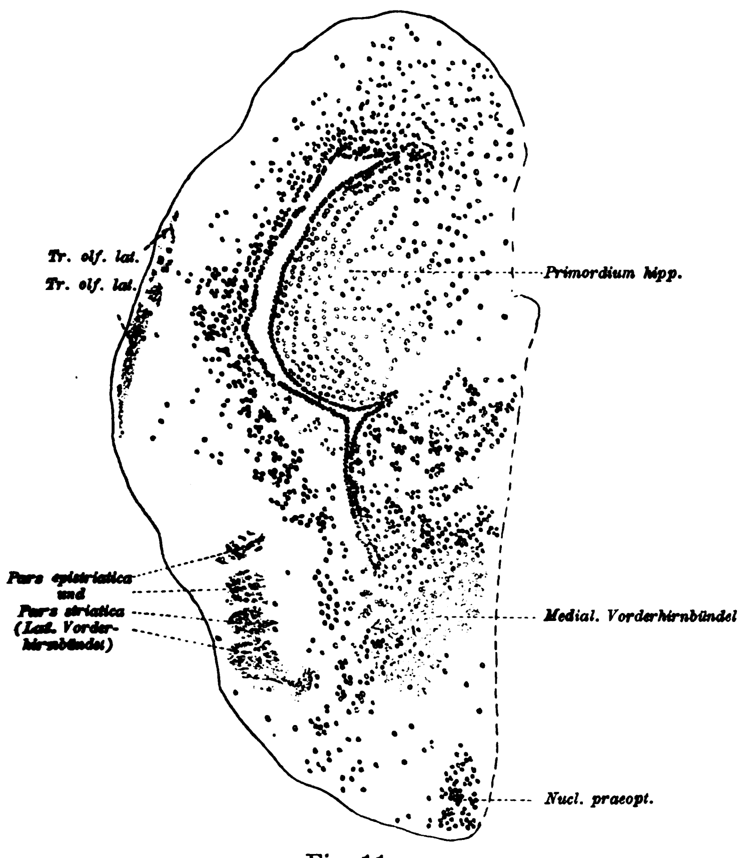


Fig. 11.
Rana (Amphibien Nr. 26). Frontalserie. BIELSCHOWSKY 11—3—2.

(1921 S. 1005, 1918 S. 42) Sinne habe ich an meinem Materiale nicht nachweisen können. Er soll (ARIENS KAPPERS) nahe der Ventrikelwand aus dem Bulbulus accessorius zum Epistriatum oder (C. J. HERRICK 1921 S. 220 und 221) von dessen Formatio vomeronasalis zur Amygdala verlaufen.

Der Bulbulus accessorius soll nämlich nach C. J. HERRICK (1921 S. 213) und MCCOTTER (1917) durch besondere Nervenfasern mit dem Organon vomeronasale (JACOBSONschen Organ) verbunden sein, und

wird (S. 215) als eine vomeronasale Formation betrachtet und bezeichnet. Seine zentrale Verbindung soll eben der Tr. olf. ventrolateralis darstellen.

Die »Amygdala« von C. J. HERRICK ist nach ihm beim Frosch ein Teil der Striatumgegend und vergleichbar mit einem Teil des Nucleus amygdalae der Mammalier (S. 215).

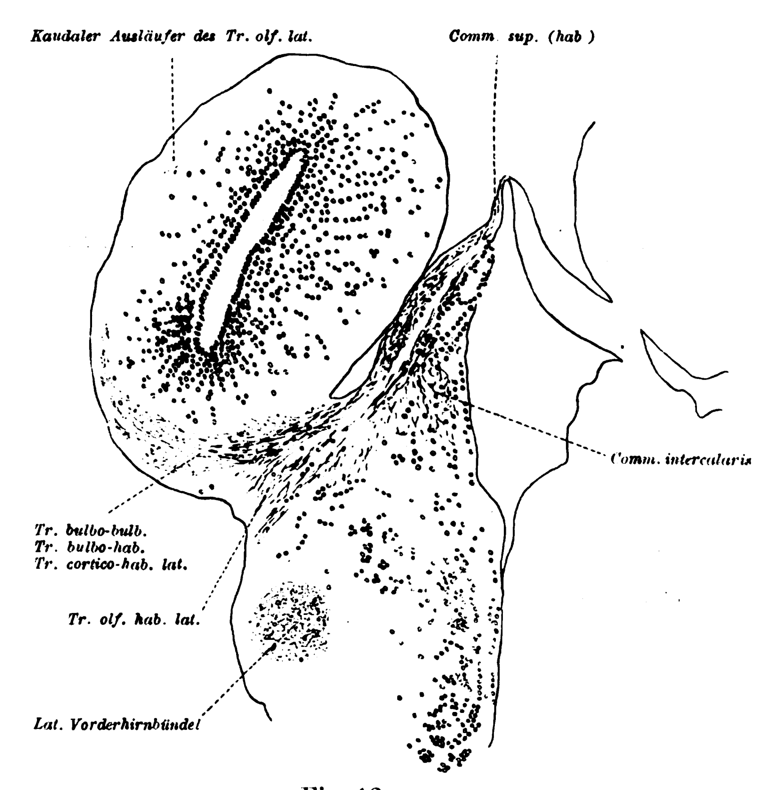


Fig. 12.
Rana (Amphibien Nr. 26). Frontalserie. BIELSCHOWSKY 12—1—1.

Trotz eingehender Durchmusterung meiner WEIGERT- und BIELSCHOWSKY-Serien habe ich mich von den C. J. HERRICKschen Beobachtungen über die sogenannte Amygdalagegend des Frosches und ihre von ihm beschriebenen Verbindungen nicht überzeugen können. Ich gebe ohne weiteres zu, daß ein negativer Befund bei Methoden, wie es die Imprägnationsmethoden sind, weniger ins Gewicht fällt als ein positiver. Immerhin scheinen mir gerade bei ihnen die Fehlerquellen viel zu mannigfach zu sein, um mit ihrer Hilfe vielfach eng benachbart liegende Gebilde so genau und minutiös abgrenzen und

analysieren zu können, wie es die C. J. HERRICKschen Anschauungen erfordern. An sich sind diese äußerst interessant, erfordern aber meines Erachtens noch weitere eingehende Bestätigung.

Der C. J. HERRICKsche Tr. olf. ventro-lateralis ist übrigens augenscheinlich bereits von SNESSAREW (1908) beobachtet und unter dem Namen Fasciculus olfact. lateralis paraventricularis (S. 114 und 115, Fig. 1, 2b, 9, 10, 11, 12) beschrieben und abgebildet worden. Das Bündel kommt nach ihm aus den kaudo-basalen Teilen der Körnermasse am Bulbulus accessorius zum Vorschein; sein kaudalster Verlauf konnte nicht verfolgt werden, da es sich hier in Einzelfasern zersplittert[1].

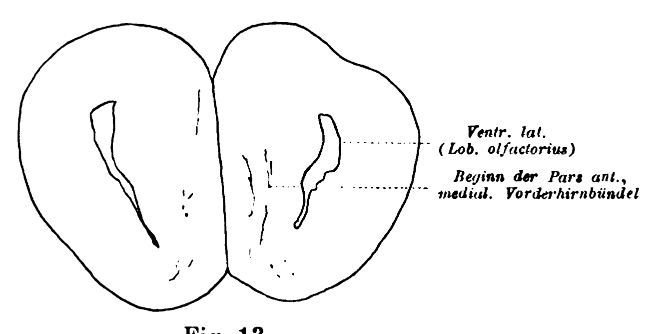


Fig. 13.
Rana fusca (Amphibien Nr. 29). Frontalserie nach WEIGERT 1—5—13.

Mit der Beschreibung des Systems des Tr. olf. lat. und mit der Schilderung der Radix olf. medialis haben wir bereits einen Teil der Faserzüge des

Lobus olfactorius

dargestellt. Es bleibt uns nunmehr noch die Beschreibung des Tr. cortico-hab. medialis und lateralis, sowie des großen Systems des lateralen und medialen Vorderhirnbündels übrig.

Ersterer, der Tr. cortico-hab. medialis, ist bei Rana (Fig. 16 und 17) nur schwach entwickelt und enthält nur wenige markhaltige Fasern. Er zieht, wie der kombinierte Sagittalschnitt auf Fig. 27 zeigt, aus dem kaudalen Gebiet der dorso-medialen Fläche des Lobus olf. in die Habenulargegend, wo er einen Teil der Stria habenularis bildet.

[1] Bei Siren lacertina habe ich 1911 (S. 11 und 13 und Anm. 6 auf S. 17) eine Verbindung des Bulbulus accessorius mit dem Ursprungsgebiet des lateralen Vorderhirnbündels sehen können, mußte dagegen bei Necturus (1911 S. 52) die Frage, ob die Fasern der Pars epistriatica des lateralen Vorderhirnbündels nach frontal in die Nähe des Bulbus ziehen, offen lassen.

Der Tr. cortico-hab. lat. verläuft (Fig. 12 [Rana], Fig. 23 und 24 [Bufo]) aus dem latero-ventralen Gebiet am Polus post. des Lob. olf. hinauf zur Habenulargegend. Durch Übergang in die Comm. hab. stellt er zusammen mit demjenigen der anderen Seite die Comm. sup. telencephali dar[1].

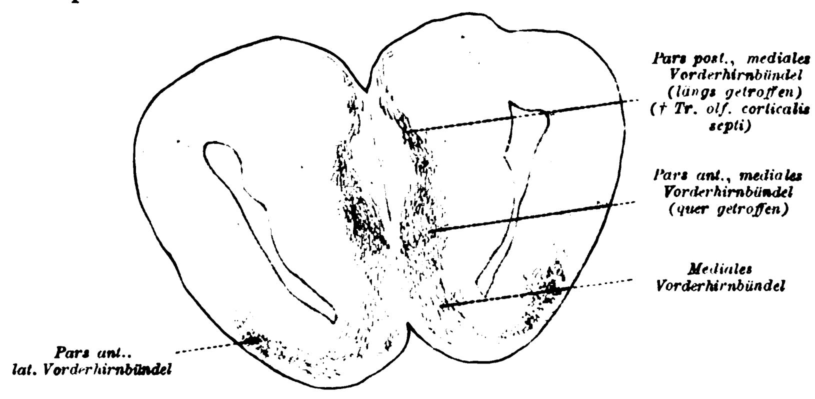


Fig. 14.
Rana fusca (Amphibien Nr. 29). Frontalserie nach WEIGERT 1-6-12.

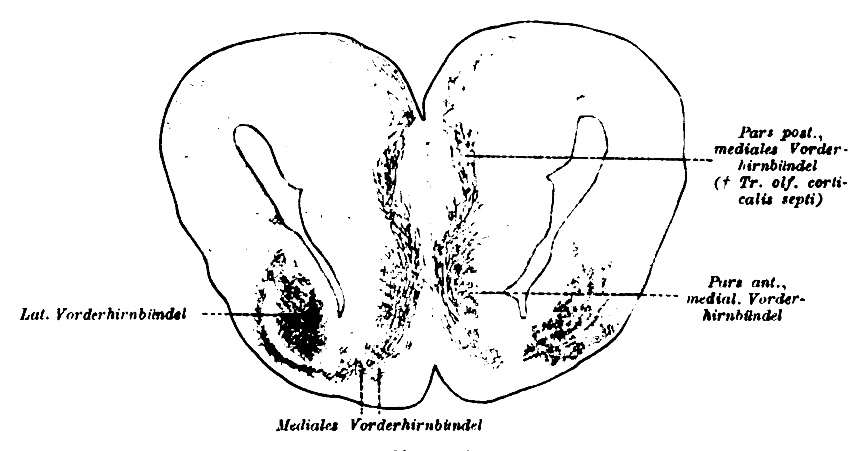


Fig. 15.
Rana fusca (Amphibien Nr. 29). Frontalserie nach WEIGERT 2-1-9.

[1] Er ist eng mit dem großen System des Tr. olf. lat. vergesellschaftet, seine Trennung gegen den Tr. bulbo-bulbaris und Tr. bulbo-habenularis daher nicht leicht. So erklärt sich auch meine frühere Annahme (1911, Siren lacertina-Arbeit, Anm. 9, S. 20), daß er bei Bufo weit frontal reicht. Entsprechend den Verhältnissen bei den Urodelen wird man auch für die Anuren bei ihm die latero-ventrale Fläche des Polus post. als die eine Ursprungsstelle ansehen können.

Das mediale Vorderhirnbündel ist eine ausgedehnte Verbindung der medialen Teile des Lobus olfactorius mit Thalamus, Hypothalamus und wahrscheinlich auch mit weiter kaudal gelegenen

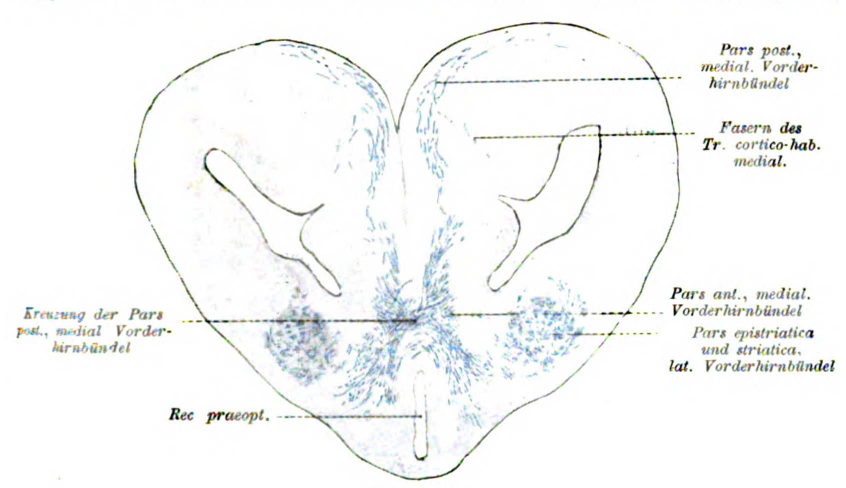


Fig. 16.
Rana fusca (Amphibien Nr. 29). Frontalserie nach WEIGERT 2—2—3.

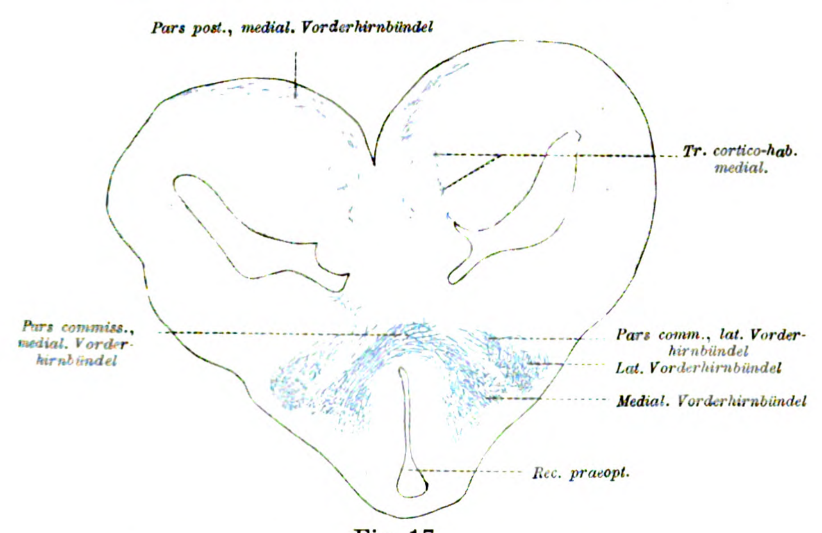


Fig. 17.
Rana fusca (Amphibien Nr. 29). Frontalserie nach WEIGERT 2—2—9.

Gebieten. In letzterer Hinsicht wäre damit auch bei den Anuren die Möglichkeit eines Tr. olfacto-tegmentalis gegeben, für den die Verhältnisse bei den Urodelen sprechen (vgl. dazu meine Ausführungen auf S. 36 und 38 meines neunten Beitrages).

Man kann nach dem Verlaufe des medialen Vorderhirnbündels — von letzterem Tr. olfacto-tegmentalis abgesehen — dasselbe in eine Pars anterior, Pars posterior, Pars thalamica und Pars hypothalamica zerlegen, wozu noch im Gebiet der Commissura anterior eine Pars commissuralis kommt.

Die Pars anterior zieht in Längsrichtung von fronto-dorsal nach kaudo-ventral zum Hauptstamm. Ihr Beginn ist bei Rana in Fig. 13 wiedergegeben. Sie erscheint, ihrem Verlauf entsprechend, auf Frontal-

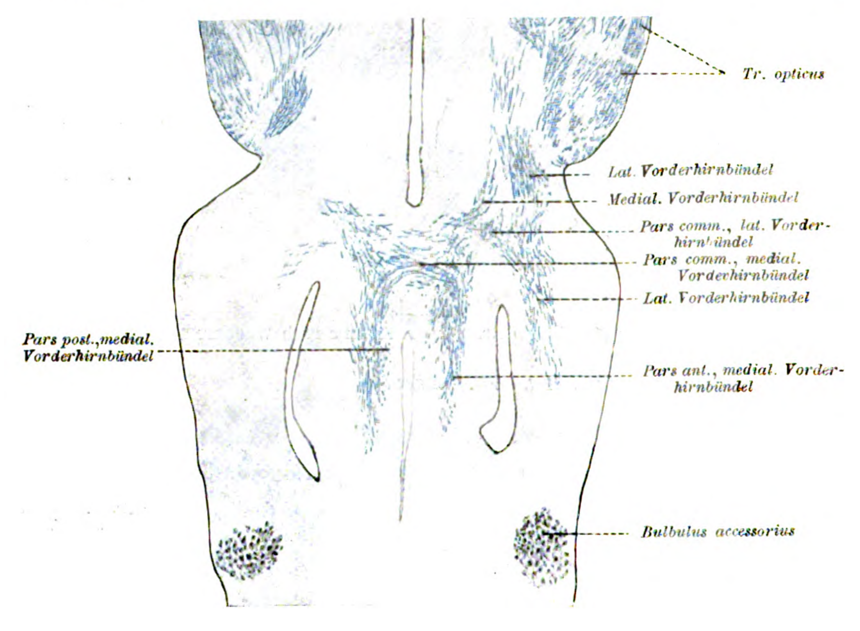


Fig. 18.
Rana (Amphibien Nr. 28). Horizontalserie nach WEIGERT 2—2—6.

schnitten (Fig. 9, 10, 14, 15 [Rana]) im Querschnitt, auf Horizontalschnitten (Fig. 18) im Längsschnitt und liegt lateral von den Fasern der Pars posterior (Fig. 10, 15, 18); sie verbindet die Eminentia septalis, die Septumkerne und den vorderen Teil des Primordium hipp. mit dem Stamm des medialen Vorderhirnbündels.

Die Pars posterior kommt in breiter Ausdehnung her aus den vorderen, mittleren und hinteren Bezirken des Primordium hipp. und zieht fächerförmig nach ventral, wo sie in kaudale Längsrichtung zum Stamm des medialen Vorderhirnbündels umbiegt. Sie ist daher auf Frontalschnitten (Fig. 9, 10, 14, 15 [Rana], Fig. 25 [Bufo]) längs, auf Horizontalschnitten (Fig. 18 [Rana], 23 [Bufo]) quer getroffen; ihre Lage

ist dabei medial von der Pars anterior des medialen Vorderhirnbündels. Vor der Commissura anterior kreuzt sie (Fig. 16 [Rana], Fig. 25 [Bufo]), enthält aber augenscheinlich auch ungekreuzte Fasern zum Hypothalamus. In ihr ist wieder aufzufinden der Tr. cortico-olf. medialis der Urodelen (P. Röthig 1911).

Meine Beschreibung des medialen Vorderhirnbündels entspricht der seinerzeit von Gaupp (1899, S. 114) gegebenen und meiner Auffassung desselben bei den Urodelen (vgl. meine Arbeit über Necturus von 1911).

Der Tr. olfacto-corticalis septi oder Tr. olfactorius septi, der (Ariens Kappers 1921, S. 1006; 1918, S. 42 und 43) in der Area praecommissuralis septi entsteht und zum Primordium hipp. zieht, sowie die ihn begleitenden absteigenden Fasern aus dem Primordium hipp. zum Nucleus medianus septi (Herrick) und dem medialen Vorderhirnbündel verlaufen (vgl. auch die Ariens Kapperssche Fig. 515 [1921, S. 1005] mit meinen Fig. 9, 10, 14, 15, 25) mit den fächerförmigen Aufteilungen des medialen Vorderhirnbündels, speziell mit meiner Pars post. desselben. Da dieselbe kreuzt (Fig. 16, 25), ist auch die Anwesenheit kreuzender Fasern im Tr. olfacto-corticalis septi durchaus möglich.

Pars commissuralis (= Pars inf. comm. ant. von Gaupp 1899, S. 117). Sie liegt frontal von der Pars commissuralis des lateralen Vorderhirnbündels (Fig. 17, 18 [Rana], Fig. 25 [Bufo]), zwischen ihr und der Kreuzung der Pars post.; in ihr zieht ein Teil des medialen Vorderhirnbündels hinüber zur anderen Seite, während ein anderer, besonders aus der Pars ant., ungekreuzt zum basalen Vorderhirnbündel zu verlaufen scheint (Fig. 18).

Pars thalamica und Pars hypothalamica. Das mediale Vorderhirnbündel splittert auf im Hypothalamus bis zur Grenze der Pars ventralis thalami. Aus seinem Areal ziehen im Zwischenhirn ferner Fasern im Anschluß an die Commissura thalamica ventralis, als deren medio-dorsalste Schicht um das laterale Vorderhirnbündel herum in das Fasergewirr an der Grenze von Pars ventralis und dorsalis thalami, wo sie sich weiterer Verfolgung entziehen. Man kann also das thalamische Aufsplitterungsgebiet des medialen Vorderhirnbündels nicht nur in den Hypothalamus, sondern muß es auch bis ziemlich weit hinauf dorsalwärts in den Thalamus verlegen.

Der Längsschnitt in Fig. 26 (Rana) läßt am lateralen Vorderhirnbündel zunächst in sagittaler Richtung zwei große Unterabteilungen, die Pars anterior und Pars posterior erkennen, die im

hinteren Teil der Area striatica, im Nucl. basalis, ineinander übergehen. Die Pars anterior entspricht der **Pars striatica** des lateralen

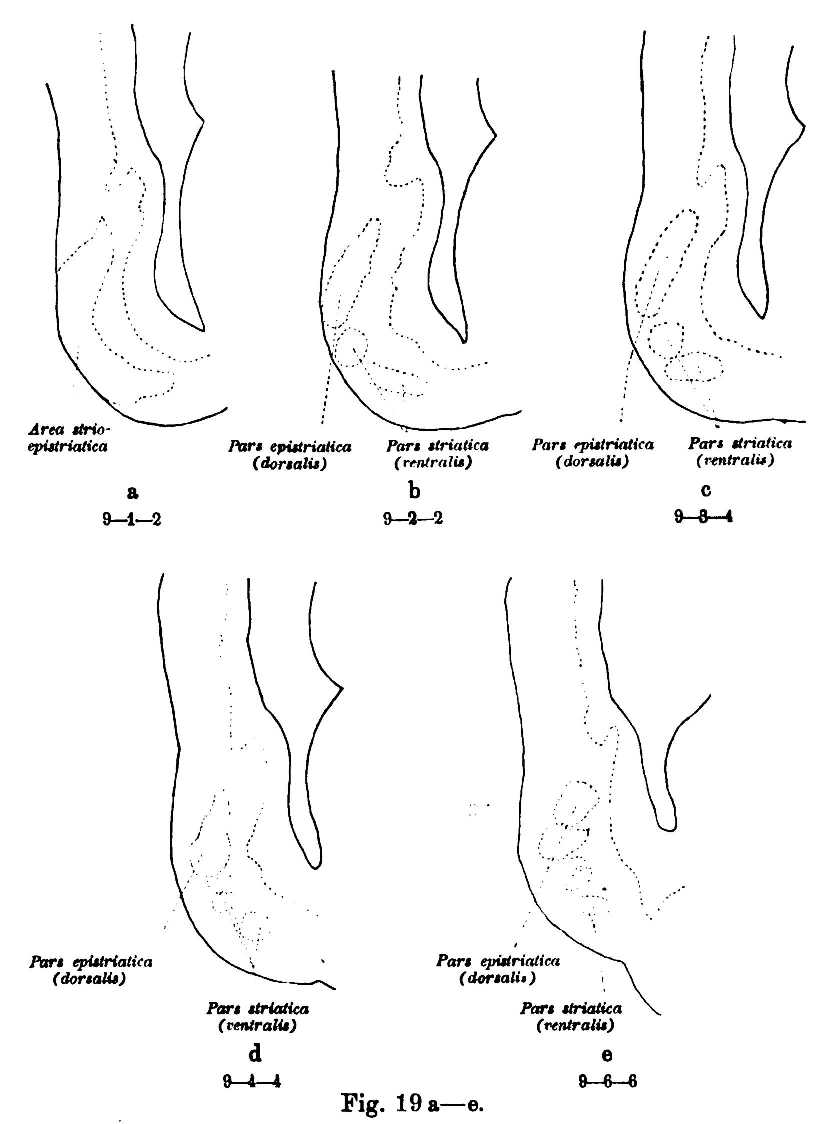


Fig. 19 a—e.

Rana (Amphibien Nr. 57). Teile des lateralen Vorderhirnbündels im Vorderhirn.

Vorderhirnbündels, die sich aus der Area striatica des Lobus olfactorius herleitet. Mit ihr ist die **Pars epistriatica** des lateralen Vorderhirnbündels, aus der Area epistriatica, vergesellschaftet. Die genau skizzierten, kaudalwärts aufeinander folgenden Abbildungen in Fig. 19a—k

geben eine klare Anschauung einmal von den Beziehungen beider zueinander, sodann von ihrer Zerklüftung in verschiedene Bündel

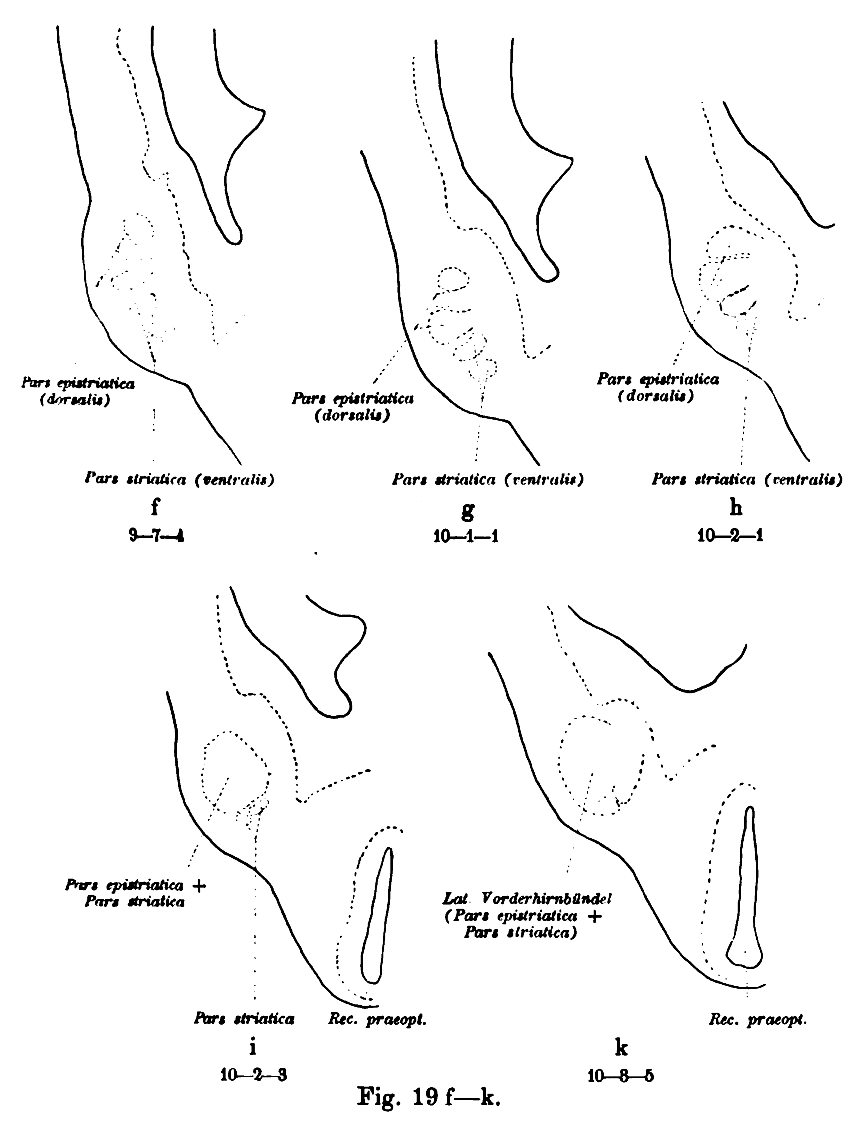


Fig. 19 f—k.

Rana (Amphibien Nr. 57). Teile des lateralen Vorderhirnbündels im Vorderhirn. Frontalserie.

während ihres kaudalen Verlaufes. Sie zeigen, daß auf eine lange Strecke Pars epistriatica und Pars striatica deutlich unterscheidbar nebeneinander verlaufen, bis sie erst in der Gegend des Recessus praeopticus zu einem gemeinsamen lateralen Vorderhirnbündel ver-

schmelzen. Es scheint mir danach unzweifelhaft, daß man auch für die Anuren, wie ich es für die Urodelen getan habe (1911, 1924), tatsächlich berechtigt ist, eine Pars epistriatica und Pars striatica im lateralen Vorderhirnbündel abzugrenzen.

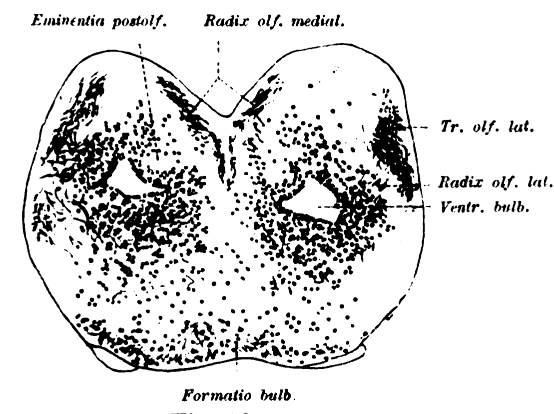


Fig. 20.
Bufo (Amphibien Nr. 47). Frontalserie. BIELSCHOWSKY 5—3—6.

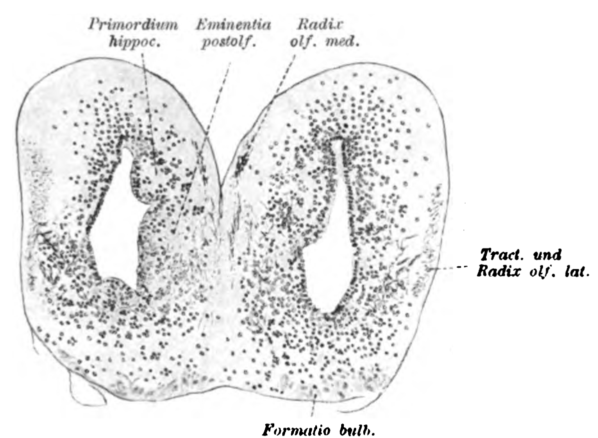


Fig. 21.
Bufo (Amphibien Nr. 47). Frontalserie. BIELSCHOWSKY 5—7—5.

Mit der innigen Verschmelzung der Pars epistriatica mit der Pars striatica liegt ein Übergang der Bündelchen ersterer in die Pars commissuralis und damit das Vorhandensein einer Commissura interepistriatica durchaus im Bereich der Möglichkeit.

Nur wäre nach dieser Auffassung die Commissura interepistriatica nicht in der »Pars frontalis commissurae anterioris«, die meiner Pars commissuralis des medialen Vorderhirnbündels entspricht, zu suchen,

wie es Ariens Kappers (1921 S. 1007, 1918 S. 44) angibt, sondern in dem sogenannten Fasciculus arcuatus inferior (eben meiner Pars commissuralis des lateralen Vorderhirnbündels).

Diese, die Pars commissuralis (= Pars sup. s. interpeduncularis comm. ant. von Gaupp, 1899 S. 116) des lateralen Vorderhirnbündels zieht in dem Gebiet der Comm. ant. hinüber zur anderen Seite. Sie liegt dabei zugleich oberhalb und hinter der Kommissur des medialen Vorderhirnbündels. Stellenweise (Fig. 18) gewinnt man den Eindruck, daß ein Teil des lateralen Vorderhirnbündels, ohne zur anderen Seite zu gelangen, ungekreuzt auf der gleichen Seite kaudalwärts verläuft.

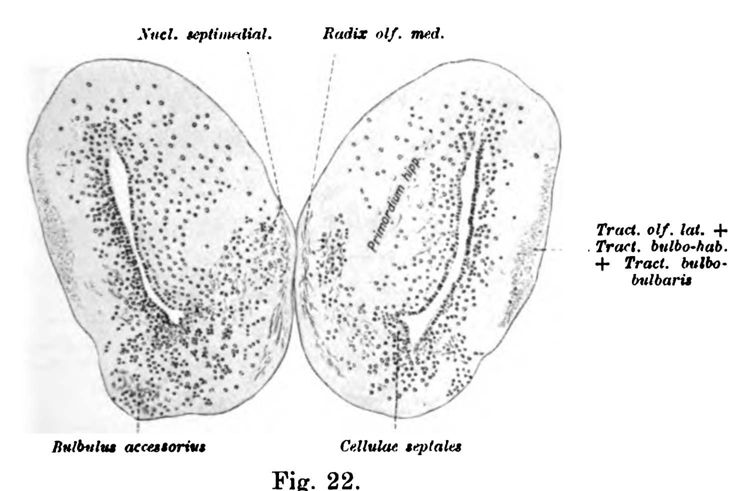


Fig. 22.

Bufo (Amphibien Nr. 47). Frontalserie. Bielschowsky 6—7—6.

Eine Pars corticalis des lateralen Vorderhirnbündels, die bei den Urodelen so deutlich ist (P. Röthig 1911, 1924), ist sicher auch bei den Anuren vorhanden. Sie würde den aufsteigenden Achsenzylindern des Basalbündels entsprechen, die nach Rubaschkin (1903 S. 225) in den Mantel eingehen. Auf meinen Präparaten trat sie nicht deutlich in Erscheinung.

Pars thalamica und hypothalamica des lateralen Vorderhirnbündels. Erstere splittert im Zwischenhirn an der Grenze von Pars ventralis und Hypothalamus weit nach dorsal hinauf. Sie ist untermischt mit den Fasern der Commissura thalamica ventralis und gelangt mit ihr wohl in die Pars dorsalis thalami. Sie enthält in Verbindung mit der Pars corticalis den Tr. thalamo-frontalis bzw. thalamo-corticalis im C. J. Herrickschen Sinne.

Die Pars hypothalamica zieht als Tr. strio-hypothalamicus, deutlich nachweisbar, wie bei den Urodelen (vgl. meinen neunten Beitrag S. 38 und 39) zum Hypothalamus (Fig. 26).

Hypothalamische Fasern des lateralen Vorderhirnbündels erwähnt auch Ariens Kappers (1918 S. 35, 1921 S. 846, 1010).

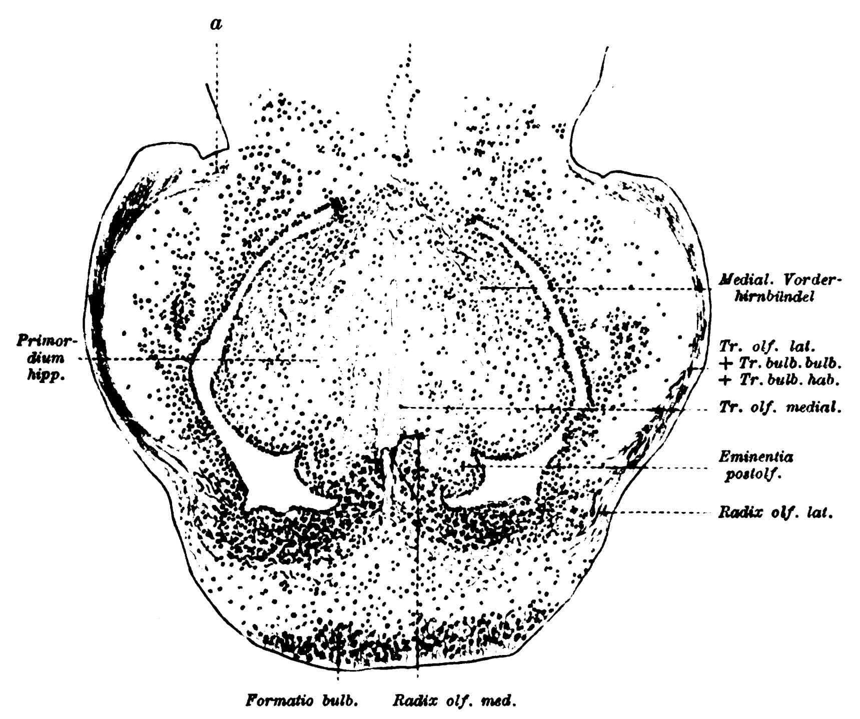


Fig. 23.

Bufo (Amphibien Nr. 48). Horizontalserie. Bielschowsky 9—6—1, kombiniert mit 10—3—1. *a* Umbiegungsstelle des Faserkomplexes des Tr. olf. lat., bulbo-bulb., bulbo-hab., mit dem auch ein Tr. cortico-hab. lat. vergesellschaftet ist, aufwärts zur Comm. sup. (hab.) und der Habenulargegend. Mit ihm verläuft wahrscheinlich von ventral her aus der Gegend lateral vom lateralen Vorderhirnbündel des Tr. olf. hab. lat.

Der Rest des lateralen Vorderhirnbündels zieht, untermischt mit der Pedunculusfaserung, weiter kaudal als Tr. strio-tegmentalis (et bulbaris).

Aus dem Gebiet des lateralen und des medialen Vorderhirnbündels ziehen Fasern hinauf in die Habenulargegend, als Tr. olfacto-habenularis lateralis (vom lateralen Vorderhirnbündel) und Tr. olfacto-habenularis medialis (vom medialen Vorderhirnbündel). Sie sind (Fig. 12, 24, 26, 27), locker und wenig distinkt angeordnet, nicht als prägnanter Zug nachzuweisen. Nach ihrem Vorhandensein bei den

Urodelen (P. Röthig) sind sie aber auch bei den Anuren anzunehmen. Sie machen einen Teil der Stria habenularis aus.

In dem Tr. olf. hab. medialis würde der gleichnamige Zug von Ariens Kappers (1918 S. 33, 1921 S. 844, 1011), verbunden mit dem Tr. septo-hab. und Tr. präoptico-hab., im Tr. olf. hab. lateralis in Verbindung mit dem lateralen Vorderhirnbündel der Tr. habenulo-striaticus (Ariens Kappers 1921 S. 846, C. J. Herrick 1910 S. 429, 444) enthalten sein, der neuerdings (C. J. Herrick 1921 S. 229 als Tr. amygdalo-hab. bezeichnet wird. Im Verlaufe

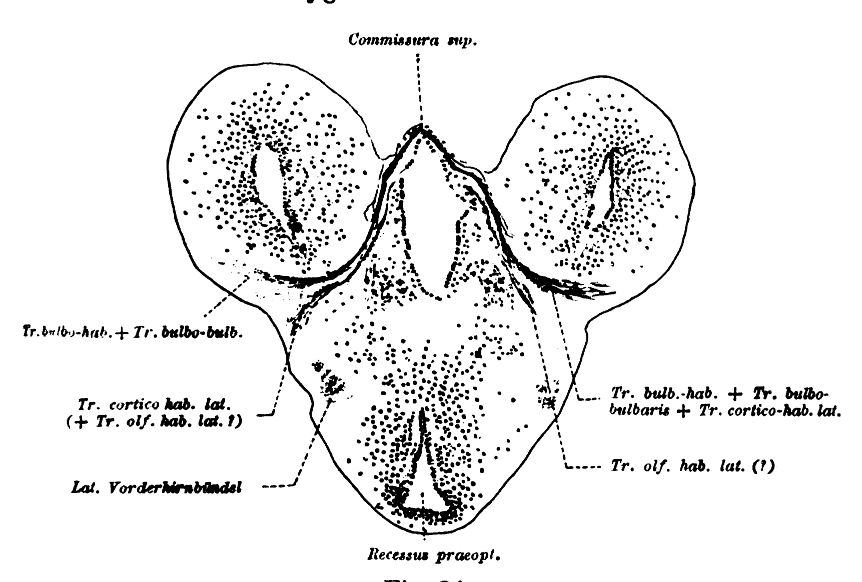


Fig. 24.

Bufo (Amphibien Nr. 47). Frontalserie. Bielschowsky, kombiniert nach 10—4—2 und 10—4—5.

meines Tr. olf. hab. lat. wäre vielleicht zu suchen der C. J. Herricksche Tr. olf. hab. ant. (1921 S. 229), den ich selbst nicht habe beobachten können.

Die Gegend der

Commissura anterior

enthält, wie erwähnt, ventral die beiden Partes commissurales des lateralen und medialen Vorderhirnbündels. Hieran schließt sich an dorsal die

Commissura hippocampi.

Über sie kann ich auf Grund meiner Präparate lediglich aussagen, daß sie markhaltige Fasern nur ganz vereinzelt enthält; ich habe solche nur bei einer einzigen Rana-Serie und auch da nur auf



wenigen Schnitten beobachtet. Die Natur und Bedeutung dieser Fasern konnte nicht klargestellt werden. Die Kommissurenebene der Comm. hipp. liegt hinter und unter dem Foramen interventriculare. Bei Rana läßt sich in ihrem Areal eine Scheidung in eine vordere und hintere Abteilung nicht bemerken; wohl aber sieht man bei Bufo vorübergehend eine solche in zwei hintereinander liegende, dicht aneinander grenzende Teile. Eine genaue Verfolgung des Verlaufes ihrer Fasern war nicht möglich.

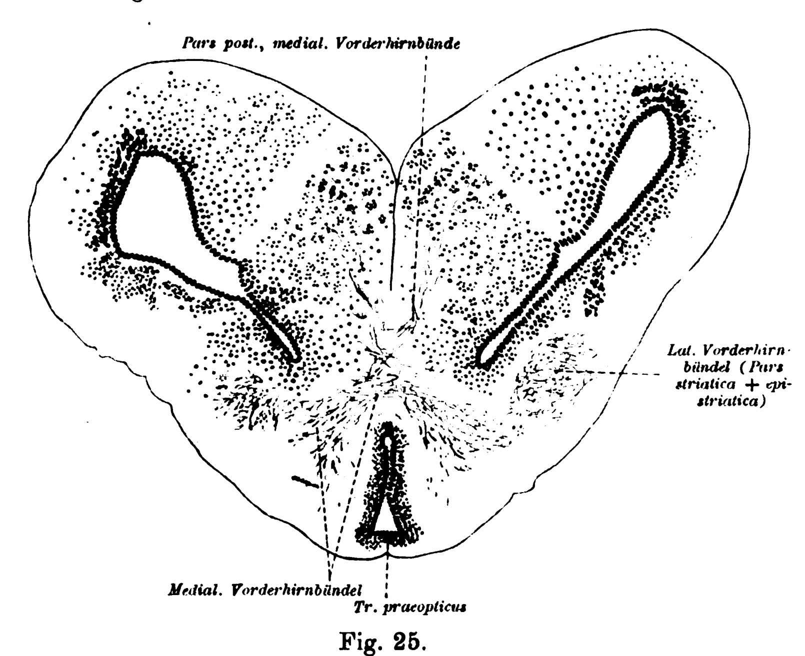


Fig. 25.

Bufo (Amphibien Nr. 65). Frontalserie nach WEIGERT 2—2—1.

Zwischenhirn.

Mit dem vorher erwähnten Tr. olfacto-habenularis lateralis und medialis haben wir zum Teil das Gebiet des Thalamus betreten. Beide machen, wie gesagt, einen Teil der Stria habenularis aus.

An dieser können wir bei den Anuren folgende Bestandteile analysieren: 1. den Tr. cortico-hab. medialis, 2. den Tr. cortico-hab. lateralis, 3. einen Tr. bulbo-habenularis, 4. einen Tr. olfacto-habenularis lateralis und 5. einen Tr. olfacto-habenularis medialis.

Es ist wahrscheinlich, daß von allen diesen Teile in die Commissura superior seu habenularis übergehen. Letztere enthält ferner den Tr. bulbo-bulbaris, und stellt zugleich, wie bei den Urodelen,

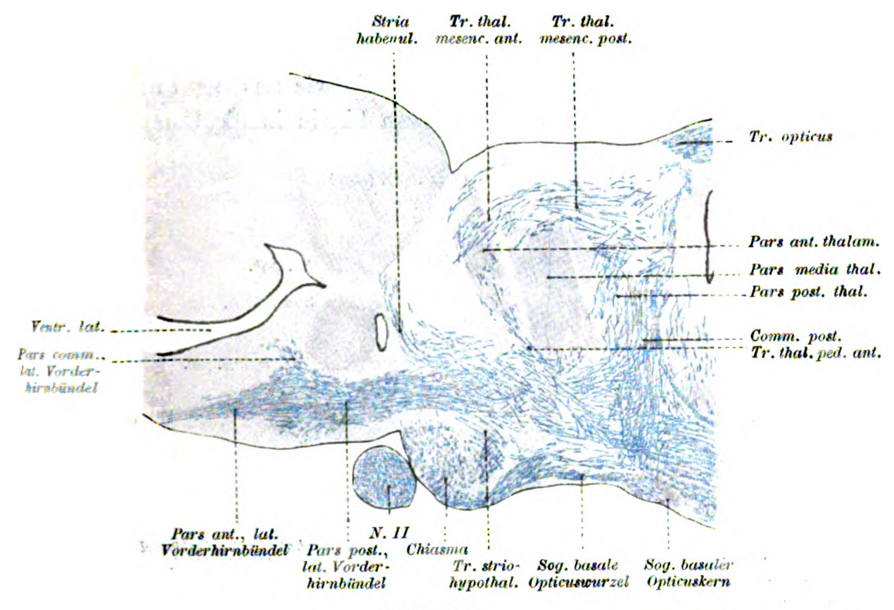


Fig. 26.

Rana fusca (Amphibien Nr. 27). Sagittalserie nach WEIGERT 2—2—4, kombiniert mit 2—2—6.

Fig. 27.

Rana fusca (Amphibien Nr. 27). Sagittalserie nach WEIGERT 2—2—10.

durch den Tr. cortico-habenularis lateralis eine Commissura superior telencephali dar.

Sowohl aus der Area subhabenularis wie aus der Pars dorsalis thalami (Fig. 35 [Rana]) ziehen Fasern hinein in die Comm. sup.

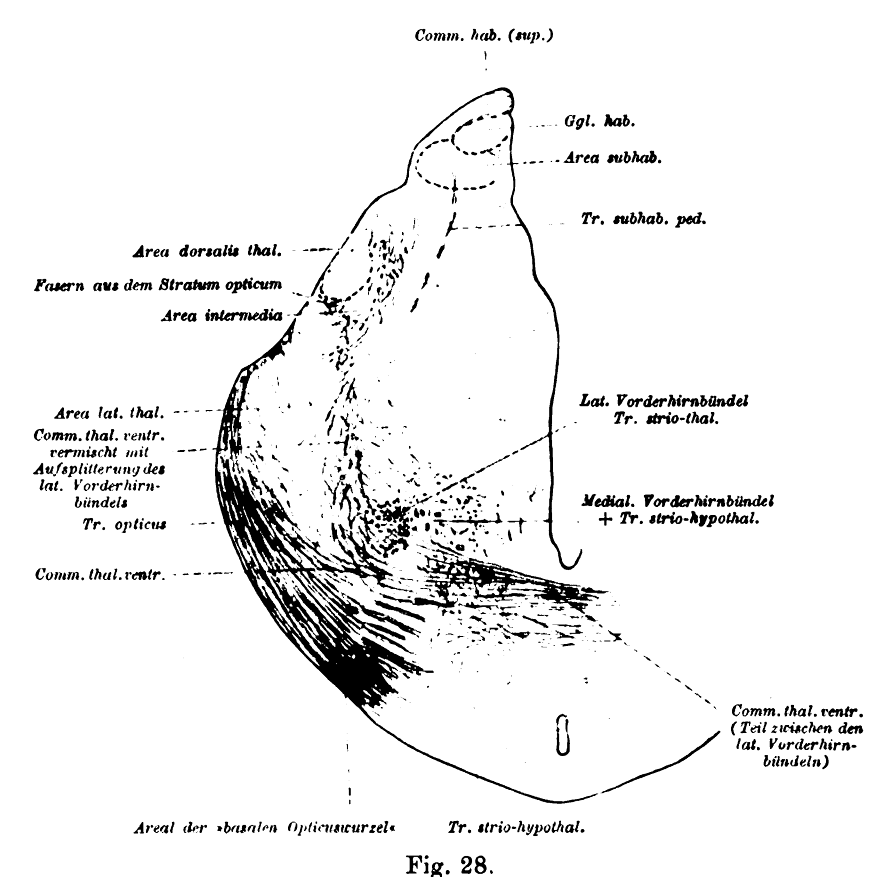


Fig. 28.

Rana fusca (Amphibien Nr. 29). Frontalserie nach WEIGERT 2—4—6. Frontalschnitt durch Pars ant. thal.

Diesem dorsalen Kommissurensystem steht ventral gegenüber die, wie bei den Urodelen, so auch bei den Anuren mächtig entwickelte Commissura thalamica ventralis (vgl. P. RÖTHIG 1924 S. 9) (Comm. postoptica). Sie ist auch hier ausgespannt einmal zwischen den Seitenteilen des Thalamus bis hinauf in seine Pars dorsalis, wo sie in das Fasergeflecht eingeht, das in der Pars anterior thalami die Area dorsalis umgibt, sodann zwischen den Arealen der lateralen Vorderhirnbündel (Fig. 28 [Rana]).

Aus dem Epithalamus, speziell aus der Area subhabenularis, zieht der Tr. habenulo-(subhabenulo-)peduncularis nach ventro-kaudal (Fig. 27, 28, 31 [Rana], Fig. 36 [Bufo]), und nach aufwärts hinein in die Wand des Dorsalsackes die aus wenigen markhaltigen Fasern bestehende Stria sacci dorsalis (Fig. 27 [Rana]).

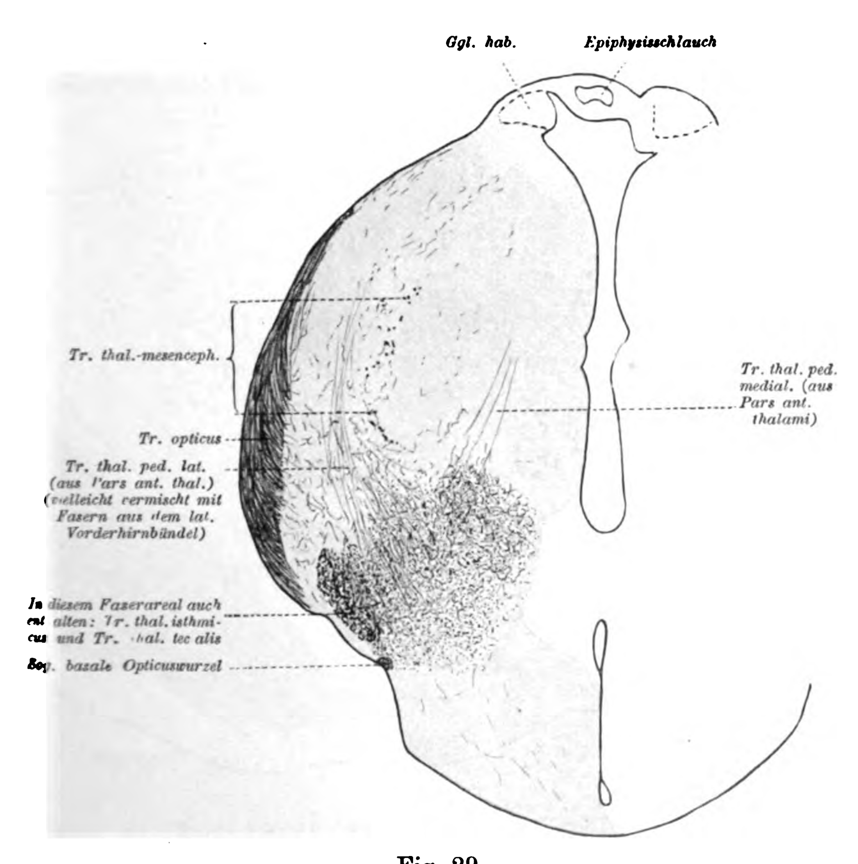


Fig. 29.

Rana fusca (Amphibien Nr. 29). Frontalserie nach Weigert 2—5—4. Frontalschnitt durch Pars ant. thalami.

Am Boden des Recessus praeopticus liegt der von mir 1911 näher beschriebene Tr. praeopticus (Fig. 25) (Tr. supra-opticus), dessen Vorkommen seitdem des öfteren bestätigt ist (Ariens Kappers 1918 S. 35, 1921 S. 847).

Aus dem hinteren Gebiet der Chiasmagegend verläuft die mächtig entwickelte sogenannte »basale Opticuswurzel« in sagittaler Richtung kaudalwärts zum sogenannten »basalen Opticuskern« (Fig. 26,

28, 29 [Rana], Fig. 36 [Bufo]). In letzteren scheinen Ausläufer der Commissura posterior überzugehen. Auch bei den Anuren bleibt es, wie bei den Urodelen (siehe C. J. Herrick 1917, P. Röthig 1924, S. 18 und 19) unklar, ob die sogenannte »basale Opticuswurzel« überhaupt mit dem Opticus etwas zu tun hat.

Was letzteren betrifft, so überzieht ein starker Tr. opticus die Peripherie des Zwischenhirns (Fig. 28, 29 [Rana]). Von ihm ausgehend durchsetzen Faserzüge die Area lateralis und dorsalis thalami.

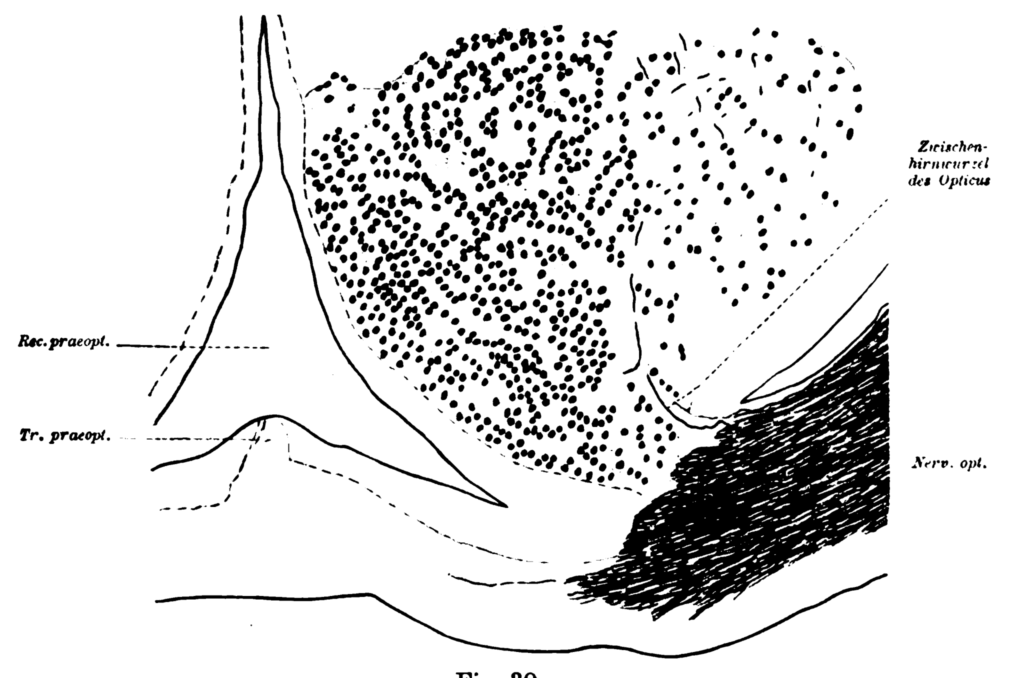


Fig. 30.
Bufo (Amphibien Nr. 65). Frontalserie nach Weigert 2—2—9.

Aus dem Nervus opticus gelangen in zweifelsfreier Klarheit einige feine Fasern hinein in das Zwischenhirn (Fig. 30 [Bufo]). Das Bild erinnert an die Verhältnisse bei Cryptobranchus, wie ich sie in Fig. 3 meines neunten Beitrages (1924) (S. 10) wiedergegeben habe. Während aber dort die Frage offen gelassen wurde, ob die in das Zwischenhirn eindringenden Fasern aus dem Nervus opticus oder dem Chiasma stammen, ist es hier bei Bufo meines Erachtens sicher, daß sie sich aus dem Verbande der Fasern des Nervus opticus herleiten. Insofern halte ich mich für berechtigt, von einer »Zwischenhirnwurzel« des Opticus zu sprechen. Diese Bezeichnung ist aber

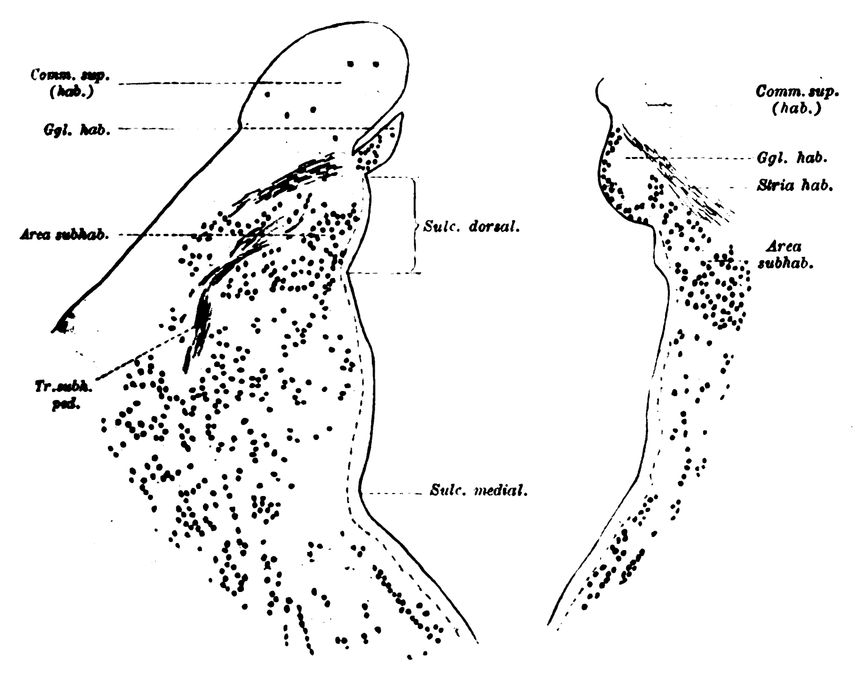


Fig. 31.
Rana (Amphibien Nr. 79). 1—3—4. Imprägnation mit Hegonon.

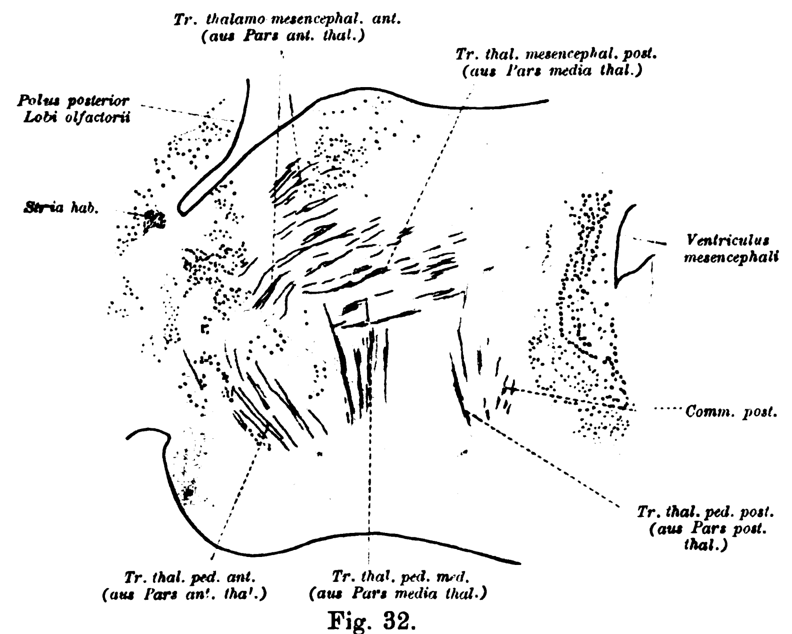


Fig. 32.
Rana (Amphibien Nr. 26). Imprägnation. Sagittalschnitt 7—1—1.

selbstverständlich zunächst nur in anatomischem Sinne gebraucht. Über die funktionelle Bedeutung dieser Fasern kann und soll damit kein Urteil abgegeben werden.

Wie ich in meinem achten Beitrag (1923) des näheren ausgeführt habe, habe ich den Thalamus der Anuren zerlegen können in frontokaudaler Richtung in die Area anterior, media und posterior thalami,

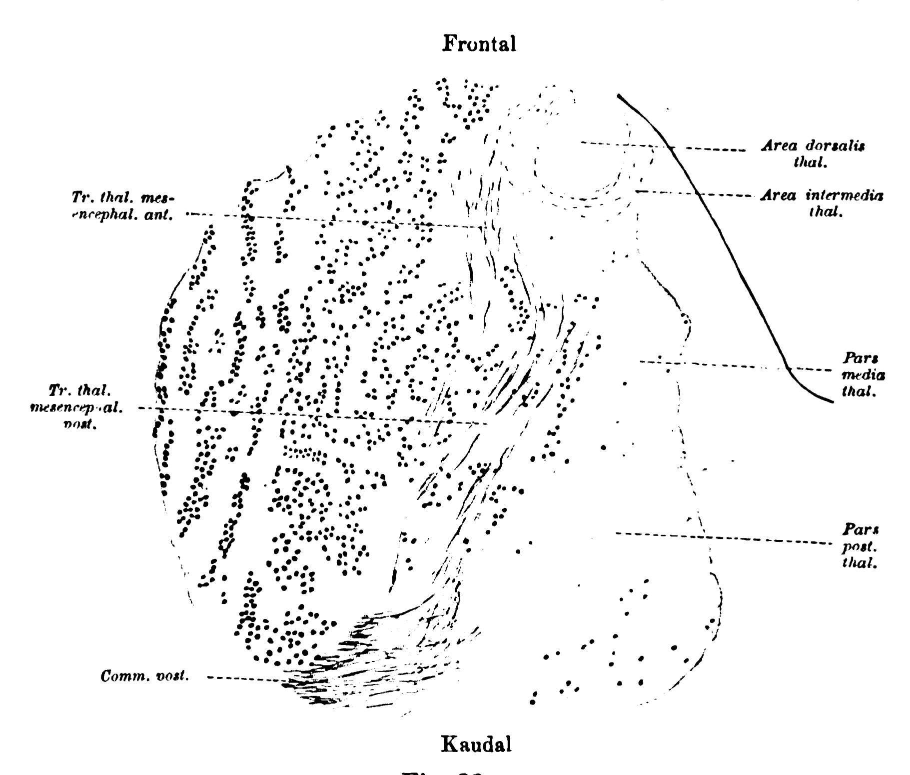


Fig. 33.

Rana (Amphibien Nr. 16). 5—1—1. Imprägnation. Ausschnitt aus einer Horizontalserie.

und in der Area anterior weiter abgetrennt eine Area lateralis, Area intermedia und Area dorsalis (vgl. l. c S. 639, Abb. 29, S. 640, Abb. 30, S. 641, Abb. 31). Diese Einteilung, die auch in den Fig. 26, 27, 28 der vorliegenden Arbeit enthalten ist, erleichtert die Darstellung der übrigen Fasersysteme im Anurenzwischenhirn. Diese sind keineswegs zu so prägnanten Zügen wie bei den Urodelen angeordnet, lassen sich daher nur in wenigen größeren Gruppen beschreiben.

Zunächst sei bemerkt, daß, wie oben bereits beim Tr. opticus erwähnt, die Area lateralis und die Area dorsalis thalami durch-

setzt sind von Fasern, die augenscheinlich dem Tr. opticus zugehören. Die Area intermedia wird umsponnen und durchsetzt von einem Faseranteil aus dem Tr. opticus und der Comm. thalamica ventralis.

Damit erinnert die Area dorsalis und intermedia thalami an das von mir bei einigen Urodelen (1924 S. 21) beschriebene Gebiet der Area dorso-lateralis thalami, das seinerseits ganz oder wenigstens teilweise der Pars optica thalami von Herrick entsprechen kann (ibidem

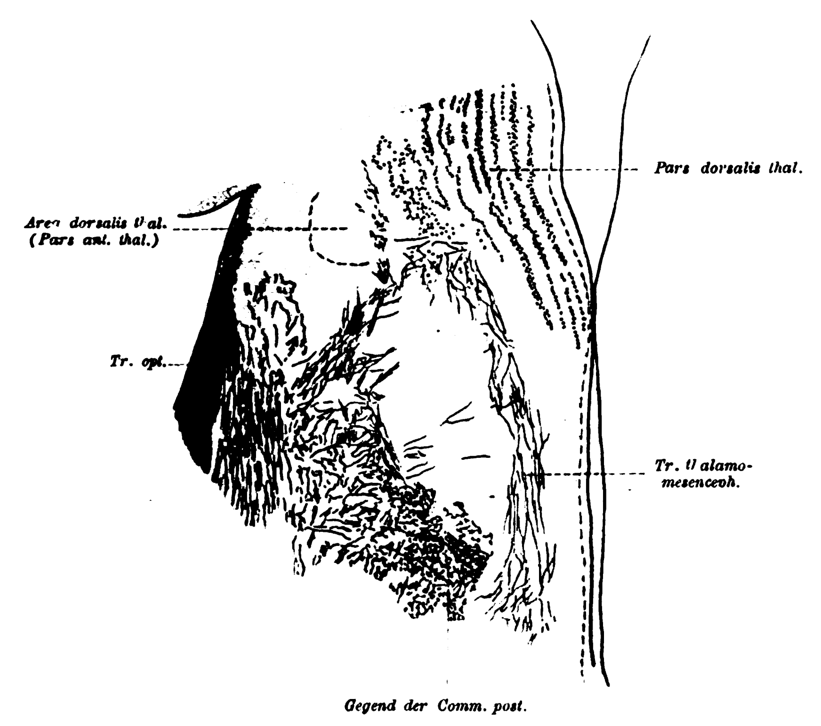


Fig. 34.
Bufo (Amphibien Nr. 67). Horizontalserie nach Weigert 2—2—6.

S. 21). So ist man vielleicht berechtigt, die Area dorsalis + intermedia (Nucl. thalami diffusus von Ariens Kappers) dieser gleichzusetzen.

Das Fasergewirr an der Grenze von Pars ventralis und dorsalis thalami und in der Umgrenzung der Area dorsalis + intermedia hat Anteile aus dem Tr. opticus, der Commissura thalamica ventralis und dem basalen Vorderhirnbündel. Fortsetzungen dieses Fasergewirres gelangen bis in die Pars dorsalis thalami. (Eine Andeutung dieses Fasergewirres enthält Fig. 28 [Rana]).

Aus der Pars ant., media, post. thalami ziehen in der Richtung nach der Pedunculusfaserung (Fig. 32 [Rana]) die entsprechenden Tr. thalamo-pedunculares anteriores, mediales, und posteriores. Erstere lassen sich (Fig. 29) in eine laterale und mediale Gruppe trennen.

Zwischen Thalamus und Tectum mesencephali verlaufen in sagittaler Richtung die Tr. thalamo-mesencephal. ant. und post.

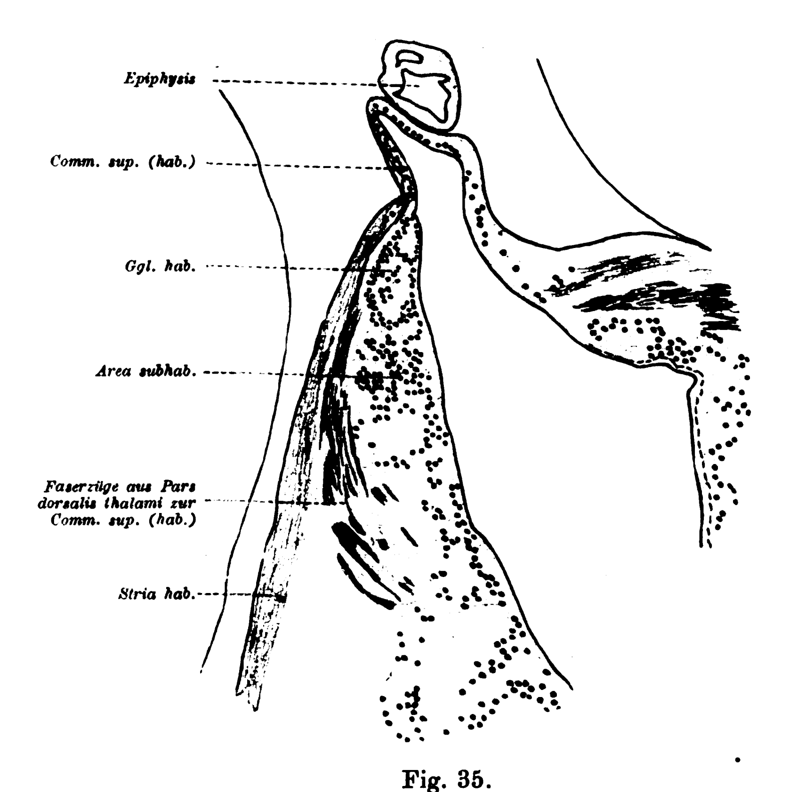


Fig. 35.
Rana (Amphibien Nr. 26). Imprägnation. 12—2—3.

(Fig. 32, 33 [Rana], Fig. 34 [Bufo]) aus der Pars ant. und media thalami, um sich im Fasergewirr in der Höhe der Commissura posterior zu verlieren.

Aus der Pars ventralis thalami bilden sich (Fig. 36 [Bufo]) zwei auf lange Strecken hin gemeinsam miteinander kaudalwärts verlaufende Faserzüge, der Tract. thalamo-isthmicus und Tract. thalamo-tectalis, deren weiteres Verhalten beim Mittelhirn genauer beschrieben werden soll.

Das ist meiner Meinung nach alles, was sich auf Grund von WEIGERT- und Imprägnationspräparaten, wie sie mir zur Verfügung stehen, über die Faserung des Anurenzwischenhirns aussagen läßt. Hinzu kommen wahrscheinlich noch Eigenfasern des Talamus zwischen seinen einzelnen Teilen.

Zu diesen Eigenfasern wären z. B. zu rechnen, der Tr. habenulo-thalamicus, der zusammen mit dem Tr. hab. striaticus zum

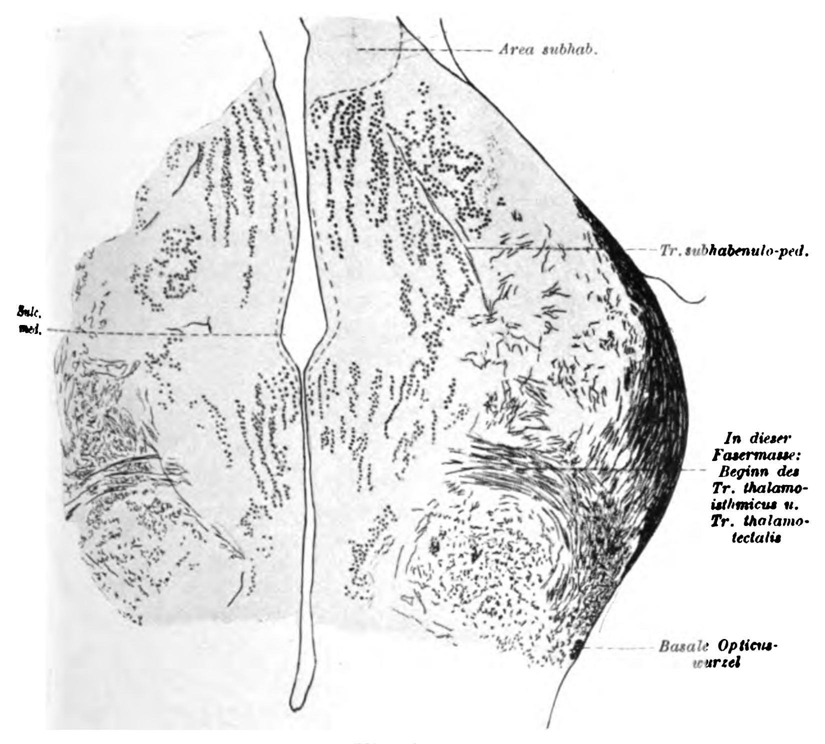


Fig. 36.
Bufo (Amphibien Nr. 65). Frontalserie nach WEIGERT 2—5—1.

frontalen Teil des ventralen Thalamus zieht (ARIENS KAPPERS 1921 S. 846) und der Tr. thalamo-lobaris, aus dem dorso-frontalen Abschnitt der Pars dorsalis thalami schräg kaudo-ventral zum kaudalsten Teil des ventralen Thalamus (ARIENS KAPPERS 1918, S. 35, 1921, S. 847), der vielleicht in den Tr. thal. ped. ant. zu suchen ist.

In den von mir vorstehend geschilderten großen Faserkategorien des Anurenzwischenhirns sind sicher viele von den Zügen enthalten, die bei den Urodelen isolierter entwickelt und in meiner letzten Arbeit (1924) beschrieben worden sind.

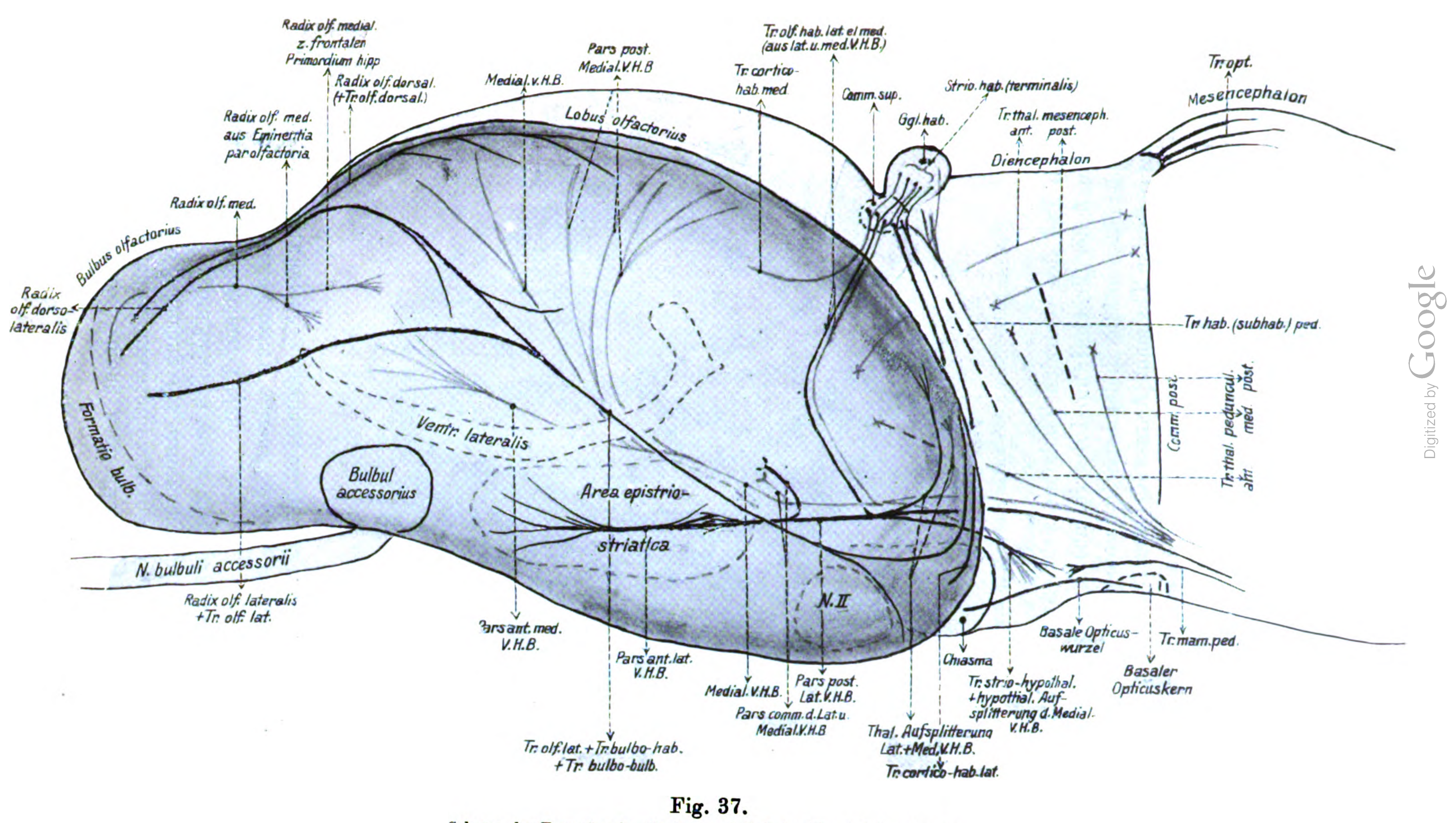


Fig. 37.

Schema der Faserzüge im Vorder- und Zwischenhirn bei den Anuren.

Die Faserung im Vorderhirn und Zwischenhirn der Anuren ist schließlich, so wie sie sich mir auf Grund meiner Untersuchung erschlossen hat, in dem Schema der Fig. 37 übersichtlich zusammen gestellt worden.

Schriftenverzeichnis.

1899. GAUPP, E., ECKER, A., und WIEDERHEIM, R., Anatomie des Frosches. 2. Aufl. Braunschweig.

1900. MÜLLER, ERIK, Studien über Neuroglia. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 55. S 17 u. 18.

1903. RUBASCHKIN, W., Zur Morphologie des Gehirns der Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat Bd 62.

1908. SNESSAREW, P., Über die Nervenfasern des Rhinencephalon beim Frosche. Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. 13.

1910. HERRICK. C. J., The morphology of the forebrain in amphibia and reptilia. Journ. comp neurol. and psychol. Vol. 20. No. 5.

1911. RÖTHIG, P., Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 1. Ein Faserzug am Boden des Recessus praeopticus (Tr. praeopticus) bei den Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 77.

—— Zellanordnungen und Faserzüge im Vorderhirn von Siren lacertina. Abh. d kgl. Preuß. Akad d. Wissensch.

—— Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 3 Zur Phylogenese des Hypothalamus. Folia neurobiologica. Bd. 5. No. 9.

—— Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 4. Die markhaltigen Faserzüge im Vorderhirn von Necturus maculatus. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.

1912. —— Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 5. Die Zellanordnungen im Vorderhirn der Amphibien, mit besonderer Berücksichtigung der Septumkerne und ihr Vergleich mit den Verhältnissen bei Testudo und Lacerta. Verh. Koninkl. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. (Tweede Sectie.) Deel 17. No. 1.

1917. McCOTTER, ROLLO E., The vomero-nasal apparatus in Chrysemys punctata and Rana catesbyana. Anat. Record. Vol. 13.

HERRICK, C. J, The internal structure of the Midbrain and Thalamus of Necturus. Journ. comp. neurol. Vol 28.

1918. ARIENS KAPPERS, C. U., und HAMMER, E., Das Zentralnervensystem des Ochsenfrosches (Rana catesbyana). Psychiatrische en Neurologische Bladen. (Feestbündel Winkler.)

1921. ARIENS KAPPERS, C. U., Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. II. Abschnitt. Haarlem, de Erven F. Bohn.



1921. HERRICK, C. J., The Connections of the Vomeronasal Nerve, Accessory Olfactory Bulb and Amygdala in Amphibia. Journ. comp. neurol. Vol. 33.

1923. RÖTHIG, P., Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 8. Über das Zwischenhirn der Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsmechanik. Bd. 98. Heft 3/4.

1924. —— Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 9. Über die Faserzüge im Zwischenhirn der Urodelen. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forschung. Bd. 1. Heft 1.

Anmerkung. Die Arbeit von P. RAMON Y CAJAL: Das Gehirn der Batrachier. Festschrift für S. Ramon y Cajal. Bd. 1. 1922. Madrid (spanisch) war mir bis zum Abschluß der Arbeit nicht zugänglich.

Abgeschlossen August 1924.

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Upsala.)

Über die erste Entstehung der nicht kapillaren intrahepatischen Gallengänge beim Menschen.

Von

J. Aug. Hammar,
Upsala.

Mit 20 Textfiguren.

(Eingegangen am 10. September 1925.)

Betreffs der Entstehung der innerhalb der Leber verlaufenden nicht kapillaren Gallengänge scheint eine gewisse Einstimmigkeit in der Literatur zu walten. Sie sollen durch eine Art Dedifferenzierungsvorgang entstehen, indem gewisse der schon gebildeten Leberzellenbalken eine veränderte Epithelbeschaffenheit erfahren und dadurch den Charakter von Ausführungsgängen annehmen.

Wer diese Auffassung zuerst in die Literatur eingeführt hat, habe ich nicht festgestellt. Sicher ist, daß dieselbe schon in Köllikers mikroskopischer Anatomie von 1852 (T. II, S. 248) vertreten ist. Es heißt hier diesbezüglich: »Die Gallengänge betreffend, so sind dieselben sicherlich nichts als sekundäre Aushöhlungen eines Teiles der anfangs soliden Leberzylinder und der größeren inneren, an die ursprüngliche Epithelialausstülpung grenzenden Stränge, die alle aus mehrfachen Zellenreihen bestehen, welche Aushöhlung von dem gemeinschaftlichen Gallengange aus nach den Ästen fortschreitet und nicht anders als bei den andern Drüsen zu denken ist, d. h. entweder durch Auflösung der inneren, die betreffenden Anlagen bildenden Zellen oder durch Ausscheidung einer Flüssigkeit zwischen dieselben und so bewirkte Bildung eines Hohlraumes. Bei dieser Auffassung ist nur das bedenklich, daß nach Remak alle Leberzylinder, auch die größten, Anastomosen bilden, während bekanntlich die Gallengänge, ohne untereinander zu anastomosieren, sich verästeln. Hier bleibt nichts anderes übrig als anzunehmen, daß die Anastomosen der anfänglichen

größten Leberzylinder im Laufe der Entwicklung nicht auch mit fortschreiten sondern resorbiert werden, eine Annahme, die in manchen Erscheinungen der fötalen Entwicklung ihr Analogon finden kann.« Die Anastomose zwischen dem rechten und dem linken Lebergange in der Fossa hepatis soll aber aus einer übrig gebliebenen solchen Verbindung hervorgehen.

Eine inhaltlich hiermit nahe übereinstimmende Darstellung gibt Kölliker noch 1879 in der 2. Ausgabe seiner »Entwicklungsgeschichte«. Die intrahepatischen Gallengänge entwickeln sich »ganz nach dem Typus der Ausführungsgänge der anderen Drüsen dadurch, daß von den primitiven zwei Lebergängen aus ein Teil der anfangs soliden Leberzylinder nach und nach sich aushöhlt, ein Vorgang, der zuerst zur Bildung der großen Äste der Lebergänge und schließlich zu derjenigen der feinsten Ductus interlobulares führt«.

Nach Toldt und Zuckerkandl (1875) steht in frühester Zeit das drüsige Röhrennetz höchstwahrscheinlich unmittelbar mit den primären Ästen des Ductus hepaticus in Zusammenhang. Erst während der allmählichen Ausbildung des Pfortadersystems erscheinen jene feinen, mit plattenförmigen Epithelzellen bekleideten Abzugskanälchen, die späteren interlobularen Gallengänge, welche das Drüsennetz mit den großen Ausführungsgängen verbinden. Ohne auf die Frage nach der Bildungsweise jener Abzugskanälchen einzugehen, geben die Autoren von ihrem histologischen Verhalten in der 10. Woche des Fötallebens folgende Schilderung: »Diese Abzugskanälchen sind von spindelförmigen, ziemlich platten Epithelzellen begrenzt, deren kugelrunde Kerne meist etwas gegen das enge Lumen zu vorragen. An dem oben besprochenen vier Wochen alten Embryo war von derartigen Kanälchen im ganzen Bereiche der Leber keine Spur zu entdecken. Das Verhältnis der Leberzellenschläuche zu den Abzugskanälchen ist folgendes: Jene Leberzellenschläuche, welche in der unmittelbaren Umgebung der verhältnismäßig sehr großen Pfortaderäste gelegen sind, haben fast ausnahmslos einen zu den letzteren senkrechten Verlauf, so daß sie an Querschnitten eines Pfortaderastes in radiärer Richtung, an Längsdurchschnitten aber beiderseits in parallelen Reihen gegen denselben herantreten. Sie münden dann auch fast genau unter rechtem Winkel in die Abzugskanäle ein, indem die polyedrischen Leberzellen sich unmittelbar an die platten Epithelzellen der letzteren anschließen. In ganz ähnlicher Weise wird durch Hering der Zusammenhang der Gallenkapillaren mit den interlobularen Gallengängen bei dem 3 Monate alten Kinde dargestellt.«

Wenn ich davon absehe, daß MINOT (1894) die Meinung ausspricht, daß die Gallengänge »in Form von Ausstülpungen aus dem primären Divertikel hervorgehen und von den Leberzylindern jederzeit getrennt sind«, findet man die hier oben nach KÖLLIKER angeführte Ansicht, wenn auch mit Variationen in den Einzelheiten, überall vertreten. Einige der mehr in Einzelheiten gehenden Darstellungen sollen hier berührt werden.

Im selben Jahre wie MINOT äußert sich DOYON (1894) dahin, daß nach dem Entwicklungsmodus zwei Arten von Gallengängen zu unterscheiden sind. Die einen entstehen aus dem primitiven Lebernetz, liegen größtenteils im Leberparenchym und sind dadurch charakterisiert, daß sie untereinander anastomosieren. Die anderen, einschließlich des D. choledochus und der Gallenblase, sind sekundäre Ausstülpungen des Darmkanals.

HENDRICKSON (1898) bespricht die Resultate von Golgifärbungen an Lebern von Schweineföten. Es handelt sich bei ihm hauptsächlich um die Bilder der schwarzgefärbten Lumina. Die Gallengänge wachsen an Länge auf Kosten der Gallenkapillaren. Zuerst ist die Dilatation der letzteren eben und gleichmäßig; bald wird sie unregelmäßig, die trennenden Maschen verkleinern sich und eine Anzahl Gallenkapillaren verschmelzen endlich zu einem distinkten Gallengang. Wenn der Gang fertig hergestellt ist, kommunizieren die Gallenkapillaren zum größten Teil nur mit seinem Ende, nicht seinem Verlauf entlang, wie in jüngeren Stadien.

Nach BROMAN (1911) verlaufen die zuerst gebildeten hohlen Leberschläuche mit den Pfortaderästen zusammen und bilden sich später zu den größeren Ausführungsgängen der Gallenkapillaren aus. Die älteren embryonalen Gallenkapillaren bilden sich wahrscheinlich zum großen Teil in intrahepatische Gallenausführungsgänge um.

Eine durch eine große Menge zweifellos richtiger Einzelbeobachtungen ausgezeichnete Darstellung gibt F. T. LEWIS (1911) in KEIBEL-MALLS Handbuch. Da dieselbe überdies eben die Verhältnisse beim Menschen berücksichtigt, führe ich das Wesentlichste derselben hier an: »Bei einem 9,4 mm langen Embryo bildet der Ductus hepaticus einen kurzen Stamm, der die große Masse der Lebertrabekel mit dem Ductus choledochus verbindet. Er ist bei diesem Embryo solide oder nahezu solide, enthält aber bei einem 10 mm langen Embryo ein Lumen. Seine Kerne stehen dicht gedrängt, daher färbt sich der Gang dunkel und hebt sich von den Trabekeln scharf ab. Dort wo er sich mit den Trabekeln verbindet, ist der Übergang von einer

Zellenart zur anderen so plötzlich, daß die irrige Meinung hat entstehen können, beide seien von verschiedener Herkunft.

Während beim Menschen nur ein einziger Ductus hepaticus vorkommt, finden sich bei manchen Säugern mehrere Gänge, die von den Trabekeln zum Ductus cysticus ziehen oder bei manchen Arten auch zur Gallenblase (vgl. Rex 1888). Rudimentäre, überzählige Gänge kommen auch bei menschlichen Embryonen häufig vor. Sie können sich in den Ductus hepaticus, den Ductus cysticus oder den Ductus choledochus öffnen, gewöhnlich münden sie jedoch nahe der Stelle, an der sich diese drei Gänge vereinigen. So findet sich bei einem Embryo von 7,5 mm Länge zu jeder Seite von dieser Vereinigungsstelle eine solide Knospe, welche die Trabekel nicht ganz erreicht. Bei einem Embryo von 9,4 mm Länge und einem solchen von 10 mm Länge findet sich an derselben Stelle ein einfacher Auswuchs. Bei einem Embryo von 14,5 mm Länge mündet ein abirrender, mit Lumen versehener Gang in das proximale Ende des Ductus cysticus, und derselbe Embryo weist einen losgelösten Epithelknoten neben dem Ductus choledochus auf. Ein isolierter Knoten mit Lumen fand sich bei einem 16 mm langen Embryo. Derartige Gebilde sind vielleicht Auswüchse des ursprünglichen Divertikels, welche zur Bildung des Trabekelwerks beigetragen haben und sich nun zurückbilden, oder sie sind abortive, sekundäre Gänge, welche die Trabekel nie erreicht haben.

In der Leber von 9 bis 10 mm langen Embryonen kann man die Äste des Ductus hepaticus gewöhnlich nicht weit verfolgen, doch besteht in dieser Hinsicht eine ausgesprochene Variabilität. Häufig kann man zwischen den Lebertrabekeln einen oder mehrere ganz kurze Gänge finden, die sicher nicht mit anderen Gängen in Verbindung stehen. Sie können an einem oder an beiden Enden mit Lebertrabekeln verschmelzen. Solche abgeschnürten Gänge sind mit kubischem oder mit Zylinderepithel ausgekleidet und können ein gut begrenztes Lumen haben. Derartige Gebilde fanden sich bei Embryonen von 8 mm, 9,4 mm und 10.2 mm und nach Elze (1907) auch bei Embryonen von 7 mm und 11 mm Länge. Lewis (1903) fand ähnliche isolierte Zysten in der Leber eines 12 mm langen Schweineembryo und betrachtet sie als Abschnürungen von sekundären Lebergängen. Ob sie abgeschnürte Teile von Lebergängen sind, ist indessen fraglich; vielleicht entstehen sie in situ durch Umbildung von Lebertrabekelzellen.«

»Bei einem Embryo von 22,8 mm Länge hat die Ausbreitung von Gallengängen entlang den Hauptarten der Vena porta begonnen. Die Trabekel lassen Zellstränge aussprossen, die sich entlang der Ober-

fläche des periportalen Mesenchyms ausdehnen und in denen sich ein Lumen bildet. Stellenweise sind die Zellen an der dem Mesenchym zugekehrten Seite des Lumens deutlich flacher als die den Pfortaderkapillaren zugekehrten. Wie man in der Figur sehen kann, stehen die Trabekel in deutlicher Verbindung mit diesen Gängen. In einem späteren Stadium (bei einem Embryo von 29 mm Länge) hat das Mesenchym an Masse zugenommen und umgibt jetzt die Gänge, welche wir auf seiner Oberfläche entstehen sahen. Das Epithel der Gänge ist regelmäßig kubisch oder zylindrisch geworden.«

»Die periportalen Gänge bilden einen deutlichen Plexus. Auch die größeren von Mesenchym umgebenen Gänge bilden Plexus, obgleich mit der Größenzunahme der Leber diese Anastomosen seltener werden. Immerhin bleibt die plexusförmige Anordnung der Hauptäste des Ductus hepaticus, die man auf einem einzelnen Frontalschnitt durch einen Embryo von 29 mm Länge deutlich erkennen kann, wie man seit langer Zeit weiß, während des ganzen Lebens bestehen.«

Es ist mir nicht recht klar geworden, wie sich der Autor demnach die Bildung der periportalen Gänge denkt, ob sie wirklich aus den Leberzellenbalken hervorsprossen sollen. Jedenfalls nimmt er von der älteren Lehre nirgends ausdrücklich Abstand.

Scammon (1914/1915) untersuchte die Entwicklung der Selachierleber. Hier entstehen der Ductus choledochus, die Ductus hepatici und die gröberen Verästelungen als Ausbuchtungen von den primären Leberdivertikeln, und nur die distalsten Teile der größeren Äste sowie die feineren Gänge sind von trabekulärer Herkunft. Die von Minot angenommene Bildungsweise der Gallengänge soll eine primitive sein, welche noch bei den Selachiern in großem Umfange vorherrscht, während bei den Säugern nur der Ductus choledochus anscheinend als Ausbuchtung, alle übrigen Gallengänge durch Umbildung von Leberzylindern gebildet werden. Die Umbildung betrifft nur gewisse der am Hauptstamme der Vena porta oder deren größeren Ästen gelegene Zylinder, wobei in erster Linie nur die äußere an die Vene grenzende Wand umgewandelt wird. Scammon kommt demnach zu einer Ansicht, die schon 1881 von Balfour angedeutet worden ist.

Aron (1921) hat dem Gegenstand eine besondere, an Menschenembryonen ausgeführte Untersuchung gewidmet. Die ersten Gallengänge entstehen bei dem 8 Wochen alten Embryo. Zu diesem Zeitpunkte erhält der primäre Lebergang sein Lumen, und in denselben öffnen sich die zuerst gebildeten Gallengänge in der Nähe des Hilus. Die weitere Ausbildung wird gewissermaßen von der Verästelung der

Portavene bestimmt, die von einem reichlichen Bindegewebe umschlossen ist, und schreitet mit ihr in die Tiefe des Organs fort. Bei einem 10 wöchigen Fötus sind die periportalen Gallenwege schon gut entwickelt und besitzen in der Umgebung der großen Venae afferentes am Hilus schon einen beträchtlichen Umfang, während sie weiter entfernt von dieser Stelle kaum angelegt sind. Bei einem 3 monatlichen Fötus umfassen die periportalen Gallengangsverästelungen das ganze Organ. Stets sind die Verästelungen der Pfortader der Ausgangspunkt ihrer Bildung, nie zeigen sich Gallengänge in der Umgebung der Umbilikalvene oder der Venae efferentes.

Die Histogenese vollzieht sich durch Umwandlung von periportalen Lebertrabekeln, deren Zellen ihren Drüsencharakter verlieren und sich in indifferente Elemente umwandeln; diese Umwandlung betrifft in erster Linie die der Vene am nächsten gelegenen Zellen. Es entsteht auf solche Weise ein so dichtes Netz primitiver Gallenkanälchen, daß es stellenweise so aussieht, als wären nicht Kanäle sondern ein doppelwandiger Marginalsinus vorhanden. Bald erweitert sich aber die Lichtung gewisser Kanälchen beträchtlich, sie werden durch Bindegewebe vom Parenchym isoliert und stellen die Anlagen der Hauptgänge (»canaux interlobulaires«) dar. In dieselben münden engere, von Plattenepithel umgrenzte Kanälchen hinein, die in ihrer Reihe durch Bindegewebe von den Leberzellenbalken abgehoben werden; sie stellen die Anlagen der »canaux périlobulaires« dar. In diese münden die Gallenkapillaren.

Zu diesem Zeitpunkte beginnt die exokrine Tätigkeit des Organs, ein Vorgang, den der Autor folgendermaßen beschreibt: »Les premiers canaux excréteurs de la bile formés, on voit, dans leurs voisinage immédiat, aux stades précoces du développement, des acini ou tubules identiques à ceux qui ont été le point de départ de leur génèse et qu'il est permis de regarder comme les premiers éléments du foie auxquels est dévolue la fonction exocrine. à ces tubules se substituent, à un stade plus avancé, de vraies capillaires biliaires. Ces derniers forment un réseau de plus en plus étendues à partir des espaces porte primitifs et marquent l'envahissement progressif du parenchyme par la fonction biliaire.« Er nimmt an, daß diese Veränderungen durch eine vom Portablute ausgehende chemische Reizung bedingt wird.

Ungefär zu derselben Zeit beginnt die Sekretion im Darme und im Pankreas, und der Autor denkt an die Möglichkeit einer nahen Korrelation zwischen diesen Vorgängen und dem Auftreten der Gallensekretion.

Nach BRAUS (1924) sind die interlobulären Ausführungsgänge der Leber nichts anderes als übrig gebliebene Drüsenschläuche, deren Zellen, je weiter die Lumina der Schläuche werden, zu reinen Deckepithelien werden, »wie bei Schaltstücken«. Die Zellen bleiben zylindrisch oder kubisch, das Epithel ist einschichtig. Die interlobulären Gallengänge sind zu Netzen verbunden, Gallengangnetze; darin ähneln sie noch ganz der fötalen netzförmig tubulösen Drüse.

PEYRON und CORSY (1925) bestätigen die Darstellung ARONS, wobei sie hervorheben, daß die juxtavenösen Zellen, welchen demnach eine besondere Bedeutung zukommt, durch einen besonderen Reichtum an »argentophilen Granulationen« gekennzeichnet seien.

Eine zwecks einer anderen Untersuchung vorgenommene Durchmusterung der embryonalen Schnittserien unseres Instituts hat nun meine Aufmerksamkeit auf gewisse Bilder gelenkt, welche mit der herrschenden Lehre der Bildung der intrahepatischen Gallengänge durch Umwandlung von Leberzellenbalken nicht gut vereinbar erschienen. Nachdem ich durch Plattenrekonstruktion die den Schnitten entnommenen Vorstellungen bestätigt gefunden habe, ließ sich an der Hand des vorliegenden Materials eine gute Übersicht des Entwicklungsverlaufes in seinen zahlreichen individuellen Variationen gewinnen.

Die Auffassung, zu welcher ich auf Grund meiner Untersuchungen gekommen bin, läßt sich in Kürze so charakterisieren, daß es sich bei der Bildung der nicht kapillaren intrahepatischen Gallengänge nicht lediglich um eine distalwärts fortschreitende Dedifferenzierung von Leberzellenbalken, sondern um ein in der erwähnten Richtung vor sich gehendes wirkliches Hervorwachsen eines dem Lebergang entstammenden Zellenmaterials handelt. Die Gründe, welche hierfür sprechen, werde ich zusammenstellen und behandeln, nachdem ich zuerst den objektiven Befund vorgelegt habe.

Es sind 88 in Serien geschnittene menschliche Föten, die nach Eliminierung von zu diesem Zweck ungenügend konservierten Objekten der Darstellung zugrunde liegen. Ihre Länge betrug zwischen 3,0 bis 73,5 mm; 25 derselben wurde zum Gegenstand von Plattenrekonstruktionen über die Gallengänge gemacht. Die meisten Serien waren mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt, an einigen war eine CAJAL- oder BIELSCHOWSKY-Färbung, an ein paar anderen Glykogenfärbung nach BEST ausgeführt worden.



Die drei jüngsten meiner Embryonen (Nr. 71, 139 und 69) entsprechen einem Stadium vor dem Eintreten der Nackenkrümmung mit einer Embryonalänge von etwa 3 mm (Fig. 1). In zwei derselben ist der primäre Lebergang noch in Anlegung begriffen; der kurze divertikelartige Gang geht kaudalwärts in die noch zum Teil bestehende Leberfalte (Leberrinne, BRACHET) über. Beim dritten Spezimen ist die Abschnürung vollendet, welche die Umgestaltung der Leberfalte in den primären Lebergang bewirkt. In allen drei Fällen gehen von dem Lebergang, bzw. von dem kranialen Abschnitt der Leberfalte Lebertrabekel aus. Ihre Anordnung wechselt aber von Fall zu Fall beträchtlich, bald gehen sie sowohl von der Kuppel als von den

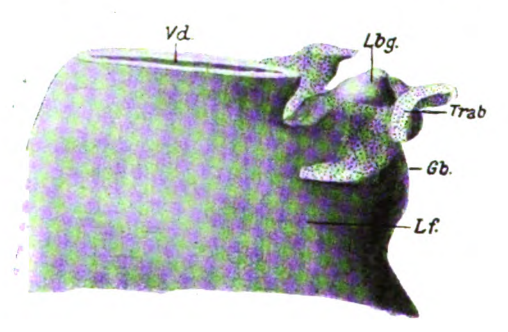


Fig. 1.

Menschenfötus, 3,4 mm, Nr. 71. Plattenrekonstruktion, die gleichwie die folgenden Rekonstruktionen bei 167facher Vergrößerung angefertigt worden ist. Vorderdarm (*Vd*) mit von der Leberfalte (*Lf*) ausgehendem, kurzem primären Lebergang (*Lbg*), erster Anlage der Gallenblase (*Gb*) und Lebertrabekel (*Trab*). Hier wie in den folgenden Rekonstruktionsbildern sind die Trabekel punktiert dargestellt. Ansicht von rechts. Vergr. 133 : 1.

Seitenflächen des Ganges aus, bald ragt die Kuppel frei ins Mesenchym (Fig. 1) des Septum transversum hinein, bald umfaßt die ausgehende Trabekelmasse fast gürtelförmig den Gang, Verschiedenheiten, welche für das Verständnis der Variationen späterer Stadien sicherlich nicht ohne Belang sind.

Die Wand des primären Leberganges hat in diesem Stadium den Charakter eines mehrzeiligen Zylinderepitheliums, die Lichtung wechselt von Fall zu Fall beträchtlich an Weite. Die Lebertrabekel sind dick, solid, vom umgebenden Mesenchym nur wenig abstechend. Ein Unterschied im Aussehen zwischen den Gangepithelien und den Trabekelzellen ist nicht vorhanden.

Schon bei einem 5,0 mm langen Embryo (Nr. 69) macht sich ein beträchlicher Fortschritt gegenüber diesem undifferenzierten Zustand bemerkbar (Fig. 2). Der primäre Lebergang hat seine Abschnürung

vollendet, und an ihm bildet die Gallenblasenanlage eine deutliche ventrale Ausbuchtung, er ist hierdurch in einen kaudalen Abschnitt, den Ductus choledochus mit dem hervorwachsenden Pancreas ventrale, und einen oberen Abschnitt, den (sekundären) Lebergang geteilt worden. Von nun an ist es demnach letzteres Gebilde, das hier mit dem Namen Lebergang gemeint wird. Dieser sekundäre Lebergang ist ganz kurz, erweitert sich etwas nach oben und teilt sich in einen dünneren linken Ast und einen dickeren rechten, welch letzterer die eigentliche Fortsätzung des Stammes darstellt. Beide Äste gehen in Trabekel über, der rechte Hauptast bildet hierbei eine etwa frontal gestellte solide Epithelplatte, welche an allen Seiten, außer dorsalwärts, mit dem Trabekelwerk reichlich in Verbindung steht.

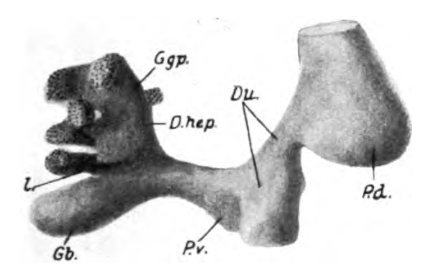


Fig. 2.

Menschenfötus, 5 mm, Nr. 69. Plattenrekonstruktion des Zwölffingerdarms (*Du*) mit dorsaler (*P.d.* und ventraler (*P.v.*) Pankreasanlage, Anlage der Gallenblase (*Gb*), Lebergang (*D.hep.*); *l* linker Ast des Leberganges, *Ggp* die vom rechten Ast des Leberganges ausgehende primäre Gallengangplatte. Ansicht von links. Vergr. 133:1.

Von jetzt an macht sich ein Unterschied zwischen den Gangepithelien und den Leberzellen der Trabekel geltend, wobei eine scharfe Grenze ohne »Übergangsbilder« zwischen beiden überall hervortritt, wo nicht eine schiefe Schnittlage das Bild verwischt. Die Gangepithelien sind klein, mit wenig Protoplasma, so daß die dunkle Kernfarbe hier vorherrscht, die Leberzellen sind schon wesentlich protoplasmareicher, weshalb die Trabekel auch lichter aussehen. Dieser Unterschied wird schon in den nächsten Stadien noch deutlicher und hat für die ganze folgende Entwicklung Geltung.

Das Verhalten, welches hier den Hauptast des Leberganges auszeichnet, läßt sich auch in den meisten der folgenden Stadien wiederfinden (Fig. 3). Es gestaltet sich also in der Regel das obere Ende des Ductus hepaticus in eine, meistens noch ausgeprägtere Platte um, die bald ganz solid ist, bald im unteren Abschnitt eine oder mehrere spaltenförmige Lichtungen umschließt, bald, und vorzugsweise

in späteren Stadien, in ihrer Gänze hohl erscheint. Es ist nun diese Platte, von welcher die Mehrzahl der Trabekel ausgeht. Ich nenne diese Bildung, welche später zu den gröberen portalen Verästelungen des Ductus hepaticus umgestaltet wird, die primäre Gallengangplatte. Sie nimmt in späteren Stadien beträchtlich an Umfang zu und bleibt relativ lange Zeit bestehen. In wesentlich typischer Gestalt habe ich sie noch bei einem 21,1 mm langen Fötus (Nr. 40) angetroffen (Fig. 9 A); von den dort obwaltenden Verhältnissen unten mehr.

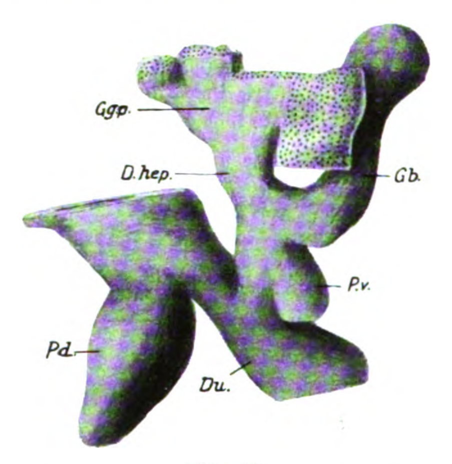


Fig. 3.
Menschenfötus, 6,1 mm, Nr. 66. Plattenrekonstruktion der entsprechenden Teile wie in Fig. 2. Bezeichnungen wie dort. Ansicht von rechts. Vergr. 133:1.

In gewissen Fällen ist die betreffende Plattenbildung schwach und in einigen fehlt sie ganz. Unter den hier zunächst in Betracht kommenden 37 Fällen (Länge 5—21,1 mm) kommt das letzterwähnte Verhalten in 8 Fällen vor: Nr. 119 (11,6 mm), Nr. 58 (11,7 mm), Nr. 50 (14 mm), Nr. 111 (15 mm), Nr. 47 (16 mm), Nr. 46 (16 mm), Nr. 108 (16,7 mm) und 117 (18 mm).

Wenn also die primäre Gallengangplatte in dem hier behandelten Zeitabschnitt ein relativ konstantes Gebilde ist, stellt sie andererseits nur in verhältnismäßig wenigen der Fälle die einzige dem Lebergang entspringende oder den Leberzellenbalken angeschlossene Bildung mit indifferentem Gallengangepithel dar. Ich erwähne hier die wesentlichsten der angetroffenen Variationen dieser Art.

Ein Nebengang, welcher schon kaudalwärts von der Platte abzweigt und an einigen, meistens ganz wenigen Trabekeln selbständig endigt, kommt gleichwie bei dem schon erwähnten 5millimetrigen Em-

bryo (Nr. 69, Fig. 2) auch bei Nr. 59 (10,3 mm), Nr. 56 (12,0 mm), Nr. 48 (15,4 mm, Fig. 4) und Nr. 79 (16,8 mm) vor. Bei dem ersten der letzterwähnten vier Fälle zweigt der Nebengang sogar unterhalb der Abgangsstelle des Ductus cysticus, also vom Ductus choledochus ab. Ihre Lage zum Hauptgang wechselt, so daß sie bald links, bald rechts, bald ventralwärts von diesem angetroffen worden ist.

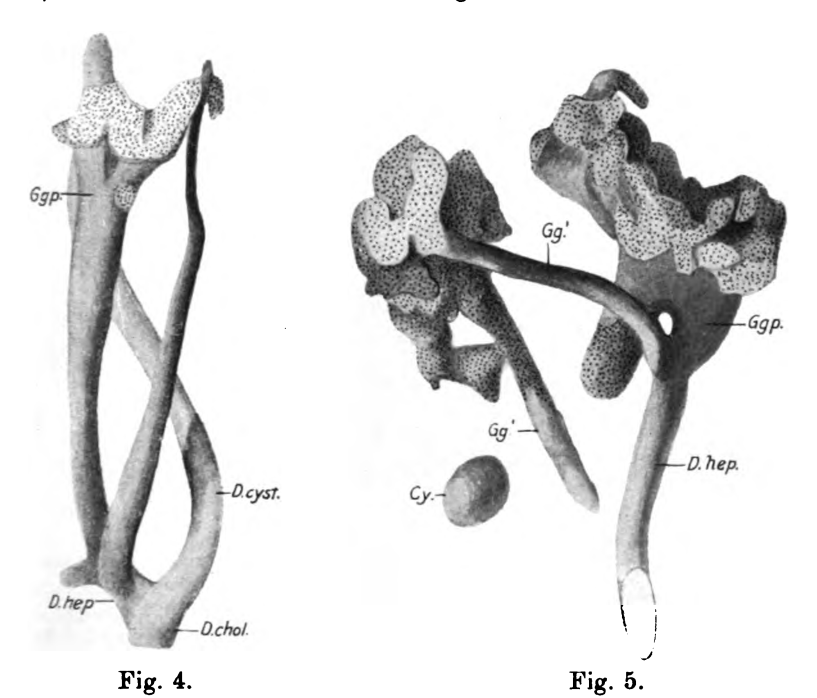


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 4. Menschenfötus, 15,4 mm, Nr. 48. Plattenrekonstruktion der Gallengänge. Von dem gemeinsamen Gallengang ist nur das distale Ende (*D. chol.*) dargestellt. Der Lebergang (*D. hep.*) teilt sich gleich am Anfange in zwei Äste, von welchen der rechte in seinem ventralen Abschnitt atrophisch aussieht und nur mit einem einzigen Trabekel in Verbindung tritt, der linke zu einer kleinen Gallengangplatte (*Ggp*) anschwillt und durch diese mit einer großen Zahl von Trabekeln zusammenhängt. *D. cyst.* Gallenblasengang. Ansicht von der kranialen Seite. Vergr. 133 : 1.

Fig. 5. Menschenfötus, 13,9 mm, Nr. 51. Plattenrekonstruktion des Leberganges (*D. hep.*). Derselbe teilt sich in zwei Hauptäste, von welchen der linke (*Gg*) ohne Plattenbildung in Trabekel übergeht, während am rechten eine Gallengangplatte (*Ggp*) den betreffenden Übergang vermittelt. Überdies findet sich ein Gallengang (*Gg'*), der distalwärts ohne Plattenbildung in Trabekel übergeht, proximalwärts blind endet. Links von diesem Gang eine Zyste (*Cy*). Ansicht von der kranialen Seite. Vergr. 133 : 1.

In der Regel ist dieser Nebenast an der einen oder der anderen Strecke seines Verlaufes auffällig dünn, gleichsam atrophisch. Eine vollständige Atrophie seines proximalen Endes scheint bei Nr. 51 13,9 mm zustande gekommen zu sein (Fig. 5). Hier kommt nämlich ein solcher Nebengang (*Gg'*) vor, welcher distalwärts in einen reich

verästelten Leberzellenbalken übergeht und sich proximalwärts bis in die nächste Nähe des Hauptganges verfolgen läßt, dort aber ohne Vereinigung mit letzterem blind endigt.

In einem Fall, Nr. 85 (18,7 mm), fehlt wiederum der Anschluß des Nebenganges an Lebertrabekel, so daß derselbe den Charakter eines im portalen Bindegewebe frei endigenden Blindschlauches oder Divertikels besitzt. Im letzterwähnten Fall kommen sogar zwei, wenn auch ganz kurze Divertikel vor, von welchen das eine vom Ductus choledochus, das andere vom Ductus hepaticus ausgeht.

Solche Divertikel scheinen sich auch proximal lostrennen zu können. In zwei Fällen, Nr. 51 (13,9 mm Fig. 5) und Nr. 49 (14,5 mm) habe ich nämlich im Portabindegewebe kurze Rohrstückchen oder

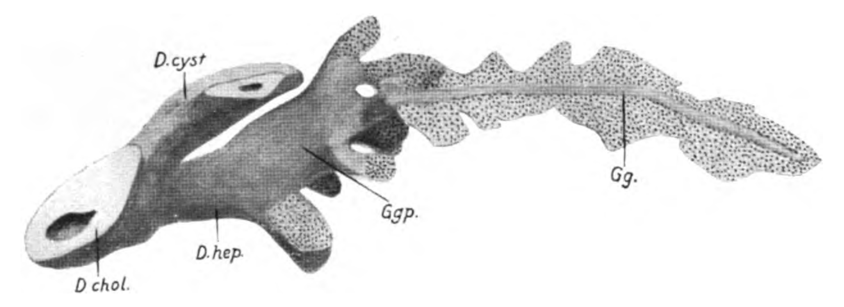


Fig. 6.

Menschenfötus, 16,6 mm, Nr. 130. Plattenrekonstruktion des gemeinsamen Gallenganges (*D. chol.*) an der Vereinigungsstelle des Gallenblasenganges (*D. cyst.*) und des Leberganges (*D. hep.*). Letzterer geht in eine Gallengangplatte (*Ggp*) über, die sich hauptsächlich in drei Äste teilt, von denen der mittlere (*Gg*), von Leberzellenbalken intim umschlossen, weit in das Parenchym hineindringt. Ansicht von der kaudalen Seite. Vergr. 133 : 1.

eher Epithelzystchen angetroffen, die am Einzelschnitte in bezug auf Bau und Weite ganz dasselbe Aussehen wie der Ductus hepaticus darboten, aber nur in wenigen Schnitten verfolgbar waren und beiderseits blind endigten.

Außer den bisher berücksichtigten, im portalen Bindegewebe liegenden Gebilden, die von einem relativ beträchtlichen Durchmesser sind, kommen auch andere, dünnere, meistens röhrenförmige Gebilde vor.

Es ist nur in den jüngsten Stadien ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen der primären Gallengangplatte und den Lebertrabekeln immer vorhanden. Früher oder später wird die Platte vom Hilusbindegewebe allseitig umschlossen, und ihre Verbindung mit den Trabekeln geschieht dann durch mehr oder weniger röhrenförmige Verlängerungen der Platte, welche Verlängerungen dieselbe dunkle Färbung wie die Platte selbst aufweisen. Wo diese Röhrchen ganz

kurz sind, was in dem hier berücksichtigten Zeitabschnitt meistens der Fall ist, sind sie wenig auffällig. Nicht selten erreicht aber das eine oder andere desselben eine größere Länge und läßt sich dann in auffälliger Weise mitten in das Parenchym hinein zwischen den Trabekeln verfolgen.

Einige Eigentümlichkeiten der betreffenden Gebilde sind hier besonders hervorzuheben. Es handelt sich also, wie schon gesagt — bis auf einen gleich zu berücksichtigenden Fall —, um wirkliche Gänge, nicht um plattenförmige Ausbreitungen. Sie sind ferner keineswegs auf die Umgebung der großen Venen beschränkt, die zu dieser

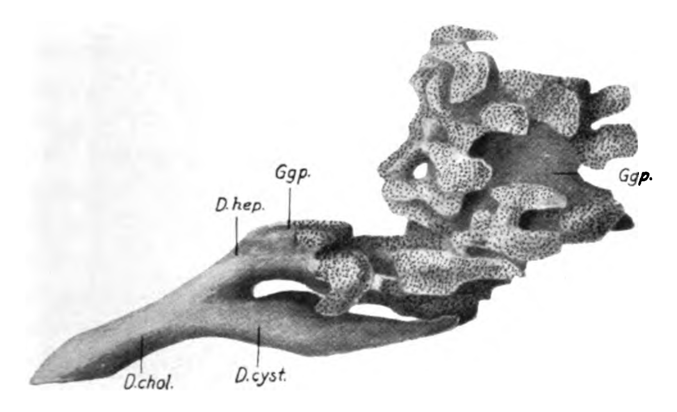


Fig. 7.

Menschenfötus, 12,5 cm, Nr. 55. Plattenrekonstruktion von dem gemeinsamen Gallengang (*D. chol.*), dem Anfangsstück des Gallenblasenganges (*D. cyst.*) und dem Lebergange (*D. hep.*). Letzterer geht in eine kleine primäre Gallengangplatte (*Ggp*) über, die mehrere Zweige abgibt; einer derselben dringt relativ tief zwischen die Trabekel ein, wo er eine ungefähr sagittale Platte (*Ggp'*) bildet, welche mit Trabekeln in allseitiger Verbindung steht. Ansicht von rechts. Vergr. 133 : 1.

Zeit sämtlich von keinem oder nur geringem Bindegewebe umschlossen sind, sondern sind meistens mitten unter den Trabekeln anzutreffen und hängen mit denselben, häufig an allen Seiten, zusammen.

Solche mehr oder weniger weit in das Parenchym vordringende feine Gänge habe ich an wechselnden Örtlichkeiten im Parenchym bei Nr. 62 (7,2 mm), Nr. 64 (7,7 mm), Nr. 55 (12,5 mm), Nr. 51 (13,9 mm), Nr. 130 (16,6 mm, Fig. 6), Nr. 74 (17,0 mm), Nr. 110 (18,5 mm), Nr. 85 (18,7 mm), Nr. 81 (19,9 mm) und Nr. 116 (21,0 mm) vorgefunden. Die Fälle sind also gegen das Ende der hier zunächst berücksichtigten Periode etwas zahlreicher. Auch die Länge der betreffenden Gänge ist in den älteren Stadien häufig eine größere.

In doppelter Hinsicht bildet nun der zuerst genannte Embryo von 7,2 mm eine bemerkenswerte Ausnahme. Hier gehen von der

primären Gallengangplatte mehrere feine Gänge in aufsteigender Richtung aus. Ein mittlerer gröberer dringt weit in das Parenchym hinein, und zwar stellenweise unter plattenartiger Verbreiterung. Da dieser Fall aber auch andere bemerkenswerte Züge darbietet, indem vor allem sowohl die Gallenblasenanlage wie auch das Pancreas ventrale fehlt, werde ich über denselben im nachfolgenden Aufsatze etwas näher berichten.

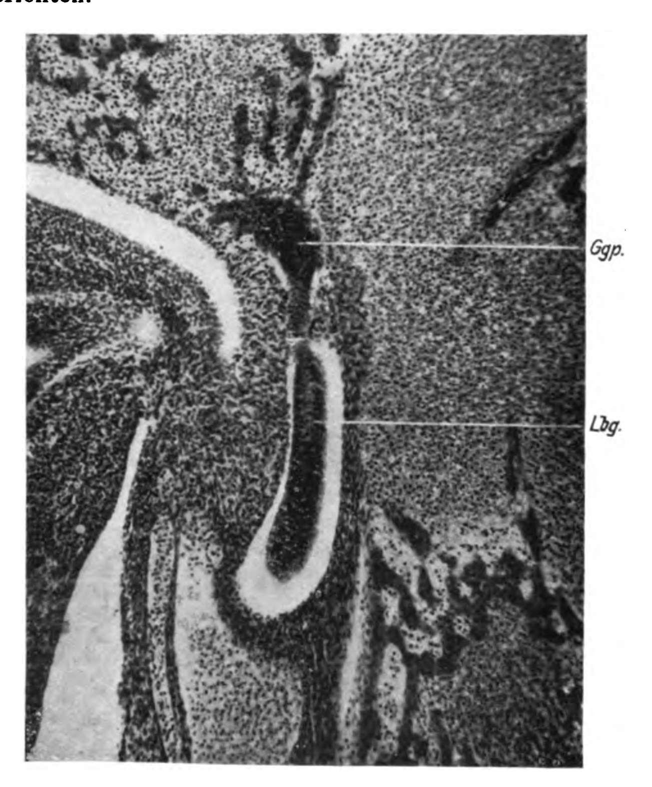


Fig. 8.

Lebergang (*Lbg*) und primäre Gallengangplatte (*Ggp*) eines 14 mm langen Menschenfötus (Nr. 50). Von der flach geschnittenen Gallengangplatte geht eine Anzahl Leberzellenbalken aus. Mikrophotographie bei etwa 100facher Vergrößerung.

Ein sehr auffälliges Verhalten zeigt auch Nr. 55, von 12,5 mm Länge (Fig. 7). Der Lebergang teilt sich hier nach schwacher vorhergehender Plattenbildung in drei Äste. Zwei von ihnen endigen oberflächlich ohne fernere Plattenbildung; der dritte und längste hingegen schiebt sich in Form einer etwa sagittal gestellten Epithelplatte mit mehreren fast nur angedeuteten Lichtungen mitten in den rechten Leberlappen hinein. Im Gegensatz zu den später zu schildernden

typischen sekundären Gallengangplatten zeigt aber diese Platte nicht nur an der einen, sondern an beiden Seiten Anschluß an Trabekel, die in relativ weiten und regelmäßigen Abständen von ihr ausgehen.

Die oben berührten Röhrenbilder scheinen mir nun eine nahe Beziehung zu haben zu anderen, die am einzelnen Schnitte sowohl in bezug auf Bau, Größe und Lage als auch in ihrem Verhalten zu den Trabekeln ein ganz ähnliches Aussehen darbieten, wo aber eine Kontinuität mit dem Lebergang bei der Verfolgung innerhalb der Schnittreihe nicht nachzuweisen ist. Solche Bilder habe ich an zwei getrennten Stellen im Parenchym von Nr. 62 (9,0 mm), an einer Stelle bei Nr. 59 (10,3 mm) und wiederum an zwei Stellen, beide in der Nähe des Zwerchfelles, bei Nr. 118 (16,2 mm) gefunden. An und für sich beurteilt, könnten solche Bilder für die Vorstellung einer autochthonen Entstehung von Gallengängen einen scheinbaren Grund abgeben. Im Lichte der zahlreichen Bilder allerlei sonstiger in dieser Epoche der Entwicklung vorkommender, oben angegebener Abschnürungen betrachtet, verlieren sie meines Erachtens ihre Beweiskraft. Überdies sind sie relativ so seltene Vorkommnisse, und von den mit der Entstehung des definitiven Gallengangsystems verknüpften Bildern so deutlich abweichend, daß ihnen überhaupt keine wesentliche Bedeutung für die hier vorliegende Frage beigemessen werden kann.

Bei allen individuellen Variationen mannigfacher Art, die hier angedeutet worden sind, bildet, ich wiederhole es, die Entstehung einer vom portalen Bindegewebe bisweilen schon frühzeitig umschlossenen primären Gallengangsplatte (Fig. 8) den auffälligsten gemeinsamen Zug. Die Auswüchse verschiedener Art und die mit ihnen häufig verknüpften Abschnürungen beanspruchen wohl als auffällige Ausdrücke eines bestehenden »Umgestaltungstriebes« der Gallenganggebilde ein nicht geringes Interesse. Schon die außerordentliche Unregelmäßigkeit der Erscheinungen läßt aber vermuten, daß diese Vorgänge für die Ausbildung des Organs nicht in erster Linie Bedeutung haben können. Die folgende Entwicklung bestätigt eine solche Vermutung völlig.

Ich habe schon erwähnt, daß beim 21,1 millimetrigen Fötus Nr. 40 die primäre Gallengangplatte noch besteht. Tatsächlich bezeichnet dieser Fall in meinem Material die Höchstentwicklung dieser Bildung (Fig. 9 A). Von der im Bindegewebe gelegenen primären Platte (*pr. Ggp*) gehen aber in diesem Stadium weitere plattenförmige Verlängerungen (*sek. Ggp*) aus, die nicht nur weit dünner als jene sind,

sondern auch durch ihre Lage an der Grenze zwischen den periportalen Bindegewebe und dem trabekulären Parenchym ausgezeichnet sind. Solche Gebilde sind andeutungsweise schon in gewissen früheren Stadien und in etwas ausgeprägterem Zustande zum erstenmal bei einem 17,1 mm langen Fötus (Nr. 45) vorhanden. Bei den Föten von mehr als 21 mm Länge kommen diese Gebilde, welche ich sekundäre Gallengangplatten nenne, regelmäßig vor.

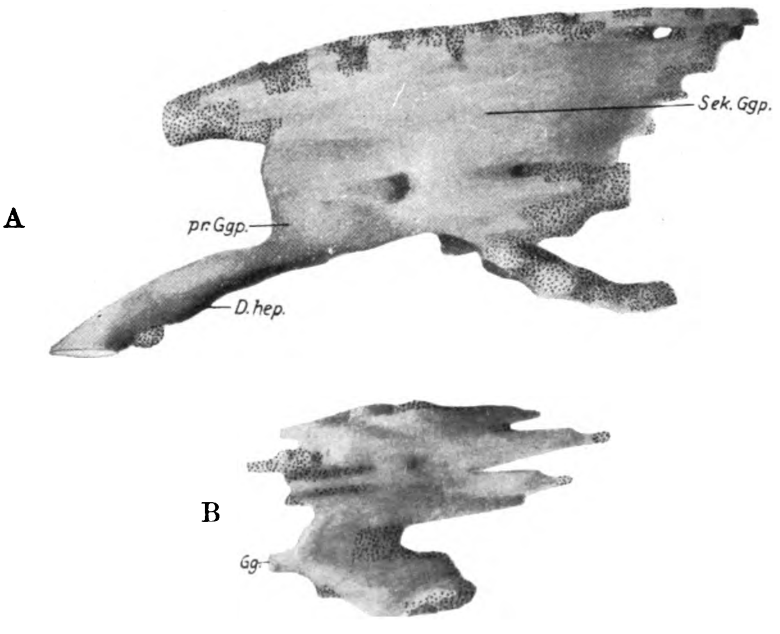


Fig. 9.

Menschenfötus. 21,1 mm, Nr. 40. Plattenrekonstruktion der Gallengangplatten. Die Hauptplatte, in *A* wiedergegeben, geht vom Lebergang (*D. hep.*) als primäre Gallengangplatte (*pr. Ggp.*) aus: diese geht ohne sichtbare Grenze in eine sich in mehrere Richtungen hinziehende sekundäre Gallengangplatte (*sek. Ggp.*) über; diese Platten liegen links von der Pfortader. Die in *B* abgebildete Platte liegt jenen gegenüber an der rechten Seite der Pfortader; sie besitzt keine Verbindung mit dem Lebergange; zeigt aber bei *Gg* ein kurzes, im Bindegewebe blind endendes Rudiment eines Ganges. Vergr. 133 : 1.

Da nun die primäre Gallengangplatte für die Entstehung der in der Leberpforte gelegenen Hauptverästelungen des Leberganges, die sekundären Gallengangplatten für die Entstehung der interlobulären Gallengänge Bedeutung haben, so soll im Interesse der Darstellung im folgenden jedes dieser Gebilde für sich behandelt werden.

Die Umgestaltung der primären Gallengangplatte wird durch die sechs Rekonstruktionen Fig. 9A—14 gut beleuchtet.

Fig. 9A bezieht sich auf den schon berührten Fötus Nr. 40 von 21,1 mm Länge. Die hohle primäre Gallengangplatte hat hier im großen und ganzen einen einheitlichen Charakter. Nur sieht man

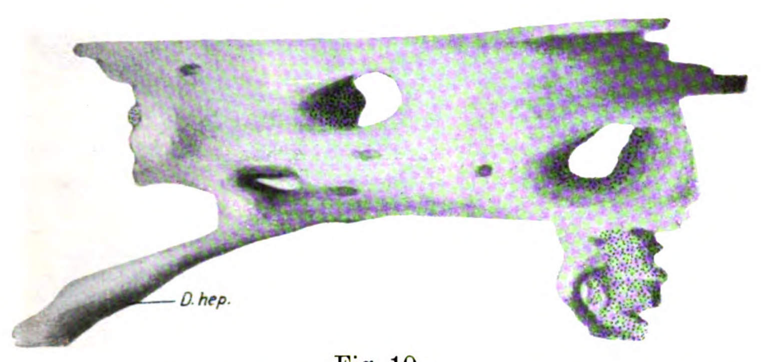


Fig. 10.
Menschenfötus, 22,1 mm, Nr. 37. Gallengangplatte vom Lebergang (*D. hep.*) ausgehend. Ansicht von der dorsalen Seite. Vergr. 133:1.

sie an dem Modelle an einzelnen Stellen von ganz winzigen Lücken oder Fenstern durchbrochen. Diesen Lücken entsprechen im Schnittbild kleine durchtretende Blutgefäße.

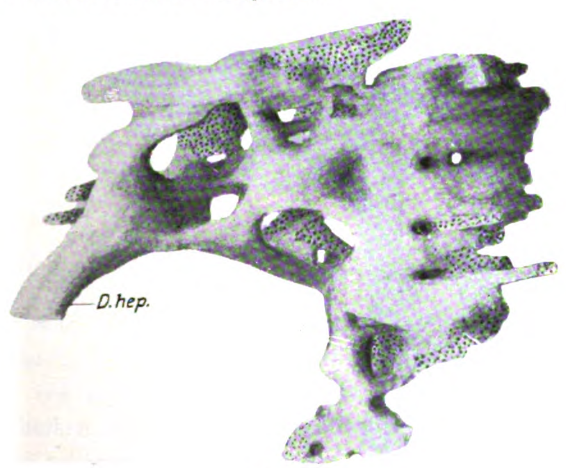


Fig. 11.
Menschenfötus, 32,8 mm, Nr. 15. Plattenrekonstruktion, den Übergang des Leberganges (*D. hep.*) in Gallengangplatten zeigend. Ansicht von der dorsalen Seite. Vergr. 133:1.

Fig. 10 zeigt in Rekonstruktion die Verhältnisse beim 22,1 mm langen Fötus Nr. 37. Hier sind von den betreffenden Lücken drei größeren Umfangs. Die durchtretenden Gefäße sind an diesen Stellen größer und das sie umgebende Bindegewebe ist reichlicher.

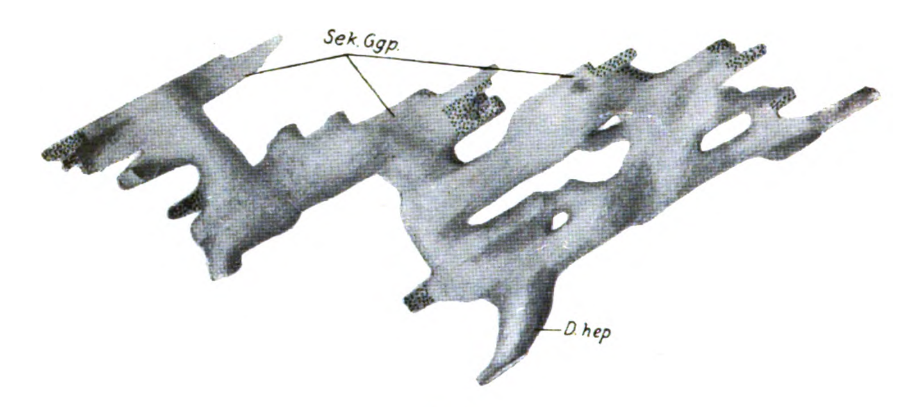


Fig. 12.

Menschenfötus, 46,2 mm, Nr. 80. Plattenrekonstruktion des Leberganges (*D. hep.*) und seiner nächsten Verästelungen; *sek. Ggp.* sekundäre Gallengangplatten. Ansicht von der dorsalen Seite. Vergr. 133 : 1.

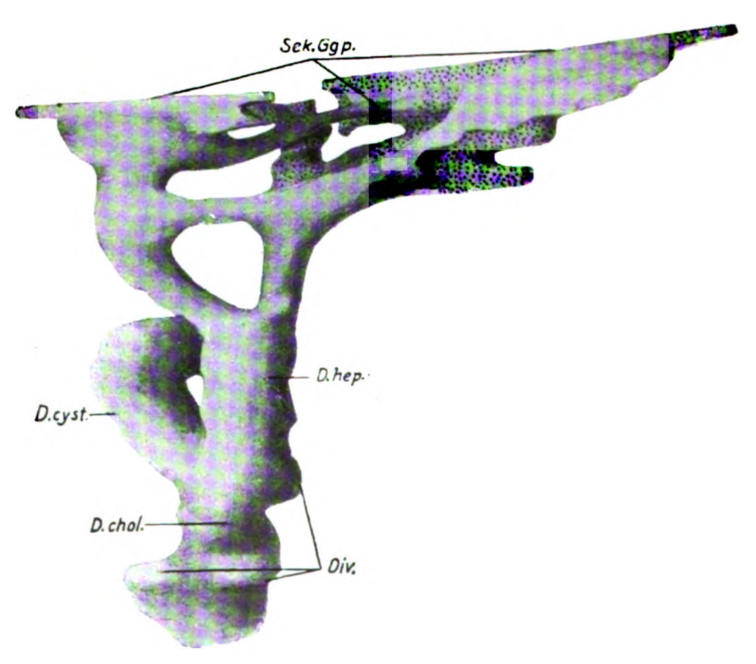


Fig. 13.

Menschenfötus, 28,2 mm, Nr. 24. Plattenrekonstruktion der gröberen Gallengänge: Ductus choledochus (*D. chol.*) mit Divertikeln (*Div.*), Ductus cysticus (*D. cyst.*) und Ductus hepaticus (*D. hep.*), bei *sek. Ggp.* in sekundäre Gallengangplatten übergehend. Dorsale Ansicht. Vergr. 110 : 1.

Fig. 11 hat auf Fötus 15 (32,8 mm) Bezug. Hier sind in gleicher Weise zwei größere und mehrere kleinere Fenster entstanden, wodurch die primäre Gallengangplatte ihren Plattencharakter bis zu einem gewissen Grade schon verloren hat und in Begriff ist, in eine Anzahl mehr oder weniger dicht liegender Gänge zerlegt zu werden.

Diese Zerlegung ist in den folgenden drei Bildern Fig. 12—14, den respektiven Föten Nr. 80 (46,2 mm), Nr. 24 (28,2 mm) und Nr. 86 (39,4 mm) entsprechend, weiter fortgeschritten, so daß man statt der Platte zwei eventuell etwas winklig verlaufende Hauptäste des Leberganges

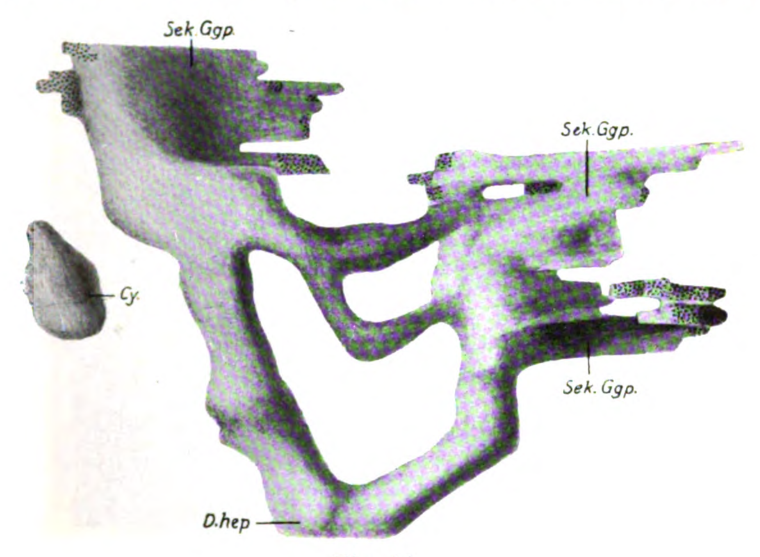


Fig. 14.
Menschenfötus, 39,4 mm, Nr. 86. Wie Fig. 13.
Cy Im Bindegewebe der Leberpforte eingebettete Zyste.

antrifft, die miteinander mehr oder weniger reichlich anastomosieren. Diese Hauptäste hängen selbst mit einigen Lebertrabekeln zusammen und gehen, eventuell nach neuer Astbildung in sekundäre, an die Leberzellenbalken angeschlossene Gallengangplatten über.

Die hier rekonstruktiv wiedergegebenen Fälle repräsentieren nun einen etwas komplizierteren Verlauf des Vorganges mit relativ reichlicher »Ösenbildung« der Gänge. In anderen Fällen läßt sich schon der Schnittserie entnehmen, daß es sich um zwei Hauptäste mehr selbständiger Natur handelt, die sogar erst durch die von ihnen ausgehenden sekundären Gallengangplatten miteinander in Verbindung treten. Ob es sich in solchen Fällen um eine bloß einmalige, aber umfangreiche Durchlöcherung einer primären Gallengangplatte handelt,

oder ob diese Plattenbildung hier ausgeblieben ist, indem, wie dies bei gewissen Fällen der früheren Entwicklung der Fall ist, eine Spaltung schon am röhrenförmigen Abschnitt des Leberganges eintrat, läßt sich nicht sagen. Hervorzuheben ist nur, daß auch in den Fällen, wo sich die Hauptäste des Leberganges erst durch Vermittlung seiner respektiven sekundären Gallengangplatten miteinander verbinden, die Entstehung einer portalen Anastomose zwischen ihnen nicht ausgeschlossen ist. Infolge der unten zu beschreibenden Umwachsung



Fig. 15.

Menschenfötus 41 mm, Nr. 9. Leberpforte mit Pfortader (V. p.). Die primäre Gallengangplatte (*pr. Ggp.*), zum Teil schon in Gallengänge aufgeteilt und ganz im Bindegewebe eingebettet, steht durch zahlreiche kurze Querkanälchen mit Leberzellenbalken in Verbindung. Keine Retraktion des Bindegewebes. Mikrophotographie; etwa 80fache Vergr.

auch der so gebildeten Gänge durch Bindegewebe können nämlich diese ursprünglich angelegten Verbindungen sicherlich später im Bindegewebe der Leberpforte ihren Platz finden.

Aus dem Angeführten geht hervor, daß der Vorgang der Ausbildung der großen portalen Äste des Ductus hepaticus große individuelle Variationen aufweist, und daß eine mit dem Alter und der Größe des Fötus streng parallele Entwicklung nicht vorkommt. Immerhin ist ein Fortschreiten des Prozesses insofern festzustellen, daß in den früheren der hier in Betracht kommenden Stadien die Hauptäste des Leberganges mehr direkt in sekundäre Gallengangplatten übergehen (Fig. 15), während in den späteren Stadien (Fig. 16) aus diesen

Platten schon feinere Rohräste hervorgegangen sind, welche erst nach einer mehr oder weniger reichlichen Verästelung in Platten ähnlicher Art übergehen.

Auch in einigen anderen Punkten liegen bemerkenswerte individuelle Variationen bei meinem Materiale diesbezüglich vor.

So findet sich bei dem mehrmals erwähnten Fötus von 21,1 mm Länge, Nr. 40, neben der von der primären Gallengangplatte ausgehenden, an der linken Seite der Vena portae liegenden sekundären

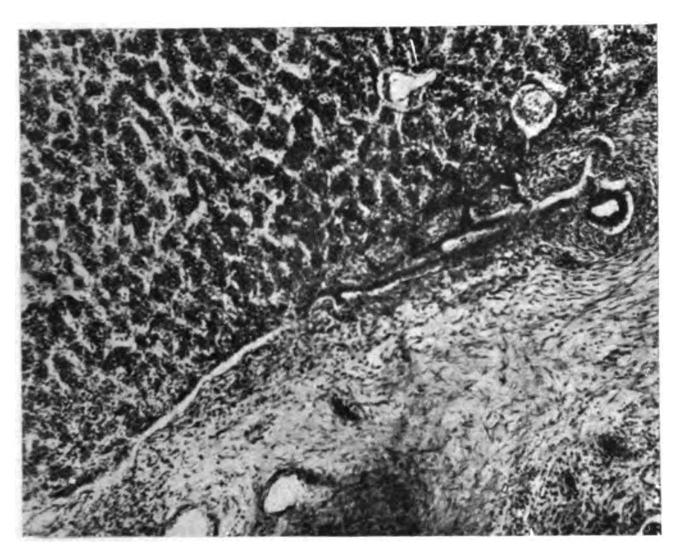


Fig. 16.

Aus der Leberpforte eines 65 mm langen Menschenfötus (Nr. 2). Rechts oben ein Hauptast des Leberganges, der sich in eine Gallengangplatte fortsetzt. Diese ist zuerst allseitig im Bindegewebe eingebettet und durch kurze Quergänge mit den Trabekeln verknüpft; links im Bild legt sie sich den Trabekeln dicht an. Das Bindegewebe ist durch eine Spalte von der Platte getrennt; nur wo Gefäße hindurchtreten ist dasselbe zipfelig ausgezogen. Mikrophotographie. Vergr. etwa 100 : 1.

Platte auch ein ähnliches Gebilde an der rechten Seite der nämlichen Vene (Fig. 9 B). Diese sekundäre Platte geht von einem im Bindegewebe der Leberpforte liegenden relativ großen Gang mit offenem Lumen aus. Dieser Gang endigt aber nach ganz kurzem Verlauf blind im Bindegewebe, weit entfernt vom Hauptstamme. Ob hier die Plattenbildung von einem solchen abgeschnürten Gang erfolgt ist, wie dies in früheren Stadien angetroffen wurde, oder ob die Abtrennung vom Hauptgange erst nach der Plattenbildung geschah, läßt sich in diesem Falle nicht entscheiden. Jedenfalls scheinen Verhältnisse dieser Art relativ selten vorzukommen; der erwähnte Fall ist bei meinem Material der einzige seiner Art.

Gleichfalls in nur einem dieser älteren Fälle, Nr. 86, (39,4 mm, Fig. 14), habe ich das Vorkommen einer isoliert im Portalbindegewebe liegende Gallengangzyste festgestellt.

Dagegen sind in den älteren Stadien Divertikel, die in wechselnder Anzahl und Größe von dem Ductus hepaticus ausgehen, ein häufiger Befund. Ich habe das Vorkommen solcher in folgenden sieben Fällen festgestellt: Nr. 24 (28,2 mm, Fig. 13), Nr. 94 (45 mm, wo sie auch am Ductus cysticus vorkommen), Nr. 4 (52 mm), Nr. 122 (54 mm), Nr. 120 (55 mm), Nr. 129 (59,8 mm) und Nr. 2 (65 mm). Ihre Bedeutung läßt sich an dem vorliegenden Material nicht mit Sicherheit klarlegen. Jedenfalls scheint ihr Vorkommen zu einer Überprüfung der Frage nach der Entstehung der Vasa aberrantia hepatis

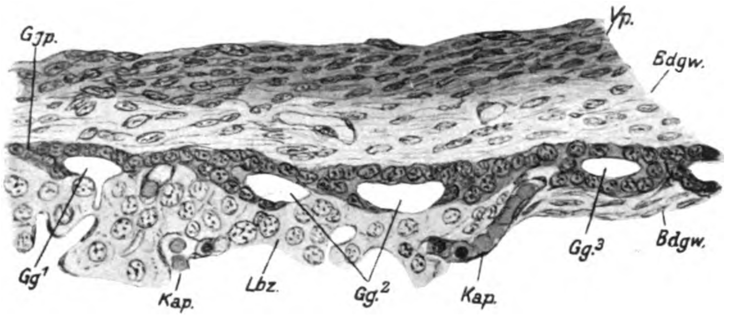


Fig. 17.

22,2 mm langer Menschenfötus (Nr. 36). Sekundäre Gallengangplatte *Ggp.* Bei *Gg'* hat die Unterwachsung des Gallengangepithels soeben begonnen, die Mündung einer Gallenkapillare ist sichtbar. Bei *Gg²* sind die Lichtungen in etwas größerer Ausdehnung von den Leberzellen (*Lbz*) getrennt. Bei *Gg³* ist die Umsäumung der Lichtung vollendet und der sich bildende Gang vom Bindegewebe umschlossen. Das Bindegewebe (*Bdgw*) dringt im rechten Abschnitte des Bildes zwischen zwei Gänge ein und führt so zur Isolierung von der Platte. Blutkapillaren (*Kap.*) liegen an ein paar Stellen der einschichtigen Platte direkt an; *V.p.* Wand eines Pfortaderastes. Kamerazeichnung; 360fache Vergrößerung.

aufzufordern. Besonders für die in der Leberpforte vorkommenden scheint mir die herrschende Lehre von ihrer Entstehung durch Atrophie des Leberparenchyms eigentlich nicht stark begründet zu sein.

Schon vor dem Auftreten der betreffenden Divertikel zeigen die in der Leberpforte liegenden Gallengangverästelungen nicht selten eine ungleichmäßige, perlenschnurartige Beschaffenheit ihrer Lichtung die sich allerdings überall, auch an den erweiterten Stellen, im Schnittpräparate leer gefunden habe.

Die hier als sekundäre Gallengangplatten bezeichneten Gebilde haben, jede Platte für sich, an verschiedenen Strecken ihres Verlaufes einen verschiedenen Bau, eine Serie von Bildern, die aller-

dings erst in den etwas entwickelteren Stadien der Plattenbildung in ihrer ganzen Ausdehnung zum Vorschein kommt (Fig. 17 und 18).

In ihrer distalsten Randpartie, also dem jüngsten Abschnitt, besteht die Platte aus einer einzigen Schicht platter Epithelzellen, welche den dem periportalen Bindegewebe am nächsten liegenden Leberzellenbalken unmittelbar anliegt, aber auch die Zwischenräume zwischen ihnen in direktem Anschluß an das Endothel der dort gelegenen Blutkapillaren frei überbrückt.



Fig. 18.

Aus der Gegend der Leberpforte eines 45 mm langen Menschenfötus (Nr. 94). Längsgeschnittene Portavene, beiderseits von Gallengangplatten begleitet; die Platten durch eine breite, durch Schrumpfung hervorgerufene Spalte vom Bindegewebe getrennt. Links unten die primäre Gallengangplatte noch kontinuierlich, aber mit gangähnlichen Erweiterungen; bei *Div* eine kleine divertikelartige Ausbuchtung. Mikrophotographie. Vergr. 40 : 1.

Etwas weiter proximalwärts besteht die Platte aus zwei Schichten ebensolcher Plattenepithelien, welche durch eine minimale und häufig gleichmäßige Lichtung voneinander getrennt sind. Von diesen Schichten ist die dem Bindegewebe zugewendete äußere die direkte Fortsetzung der oben angegebenen einfachen Schicht, die innere ist, wie Übergangsbilder lehren, durch Unterwachsung aus der äußeren entstanden. Von letzterer schieben sich platte Zellen in die Tiefe und fügen sich den hier gelegenen Trabekeln in solcher Weise an, daß Röhrchen entstehen, deren äußere Wand aus den platten Zellen der Gallen-

gangplatte besteht, während ihre innere Wand von den äußeren Leberzellen der Trabekel gebildet wird. In diese Röhrchen öffnet sich das Zentrallumen (der Gallenkapillar) des betreffenden Balkens (Fig. 19).

Noch weiter proximalwärts zeigt die Platte — wenigstens bei den etwas älteren Föten — meistens eine etwas ungleich weite, bei gewisser Schnittlage regelmäßig perlenschnurartige Lichtung. Die erweiterten Stellen haben nun den Charakter von relativ weiten, mit den Balken zusammenhängenden Röhren. An den zwischenliegenden verdünnten Stellen findet man je weiter proximalwärts, desto deutlichere Anzeichen einer Durchwachsung von Gefäßen und Bindegewebe.

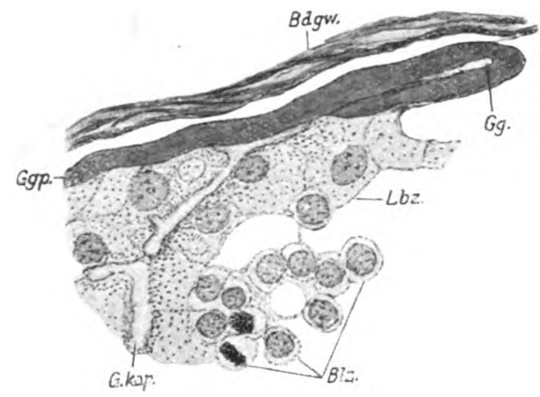


Fig. 19.

Menschenfötus, 55 mm, Nr. 120. CAJAL-Färbung. Peripher gelegener Leberzellenbalken mit Blutzellen (*Blz*) und durch die Silberbehandlung hervorgehobener Zentrallichtung (*G. kap.*). Letztere erstreckt sich T förmig ein Stückchen längs der Grenze gegen die einreihige sekundäre Gallengangplatte (*Ggp*). Rechts steht diese Platte im Begriff, die Lichtung eines Gallenganges (*Gg*) durch Unterwachsung zu umsäumen. Bindegewebe (*Bdgw*) durch eine Spalte von der Außenseite der Gallengangplatte abgehoben. Kamerazeichnung; etwa 740fache Vergrößerung.

Letzteres Gewebe bildet noch etwas weiter proximalwärts eine mehr zusammenhängende Schicht, welche sich unter den erwähnten Röhren ausbreitet und diese nunmehr ringsum aus platten Zellen bestehenden Gebilde von den Trabekeln gleichsam abdrängt. Dabei bleiben die Röhren durch kurze, die betreffende Bindegewebsschicht passierende Verbindungsäste mit den Trabekeln in Verbindung.

Es liegt auf der Hand, daß die hier geschilderten Bilder, die im Verlaufe einer und derselben Platte sukzessive angetroffen werden können, gleich viele Stadien der Entwicklung der sekundären Gallengangplatte darstellen, von einer einfachen, an der Grenze zwischen Bindegewebe und Parenchym sich hervorschiebenden einfachen Zellenschicht bis zu einer Serie von im periportalen Bindegewebe liegenden, eine Vene netzförmig umspinnenden »interlobulären« Gallenkanälchen.

Ein Charakteristikum dieses Vorganges ist es nämlich, daß er sich stets in der Umgebung der Pfortader und ihrer gröberen Verästelungen (zum Teil auch in der Umgebung der Verästelungen der Nabelvene) innerhalb der Leber vollzieht. Die sekundären Gallengangplatten liegen, wie schon hervorgehoben, sämtlich an der Grenze zwischen dem die Venen nunmehr umhüllenden Bindegewebe und dem Parenchym. Wo sie sich dieser Grenze entlang hervorgeschoben haben, tritt im fixierten Material häufig ein eigenartiges Bild mehr oder weniger ausgeprägt hervor. Während die Platte sich dem Parenchym dicht anschmiegt und mit ihm in eben beschriebener Weise zusammenhängt, ist die Verbindung der Platte nach außen, mit dem Bindegewebe, offenbar eine sehr geringe und hauptsächlich durch die von Anfang an recht spärlichen durchtretenden Gefäße bedingt. Bei der Retraktion des Bindegewebes, welche bei der technischen Behandlung des Materials erfolgt, entsteht unter solchen Umständen fast regelmäßig eine Spalte entlang der Außenfläche jeder sekundären Gallengangplatte, ein Bild, das geeignet ist, schon bei schwacher Vergrößerung die Aufmerksamkeit auf die Örtlichkeiten dieser Platte zu lenken (Fig. 16, 18, 20).

Das Fehlen von bindegewebigen Verbindungen zwischen dem periportalen Bindegewebe und den Trabekeln an diesen Stellen läßt sich an Objekten, wo infolge einer Silberimprägnation eine Schwarzfärbung des Bindegewebes eingetreten ist, mit völliger Sicherheit feststellen. Solche Objekte sind in meinem Material Nr. 120 und 121, beide 55 mm lange Föten betreffend. Es verdient dieses Fehlen eine besondere Aufmerksamkeit, weil in früheren Stadien die Verhältnisse ganz anders liegen. Schon bei einem 26 mm langen Fötus (Nr. 132), der nach Cajal silbergefärbt wurde, läßt sich nämlich das Vorhandensein feiner, dicht an den Trabekeln verlaufender Bindegewebsfäserchen feststellen. An Trabekeln, welche sich unterhalb der Leberkapsel oder in Berührung mit der Capsula Glissoni befinden, ist dieses »intralobulare« Bindegewebe besonders reichlich vorhanden. Es bedingt hier eine besonders innige Verknüpfung des Parenchyms mit dem Bindegewebe, und von der oben beschriebenen Spaltenbildung späterer Stadien läßt sich hier nichts wahrnehmen. Ähnliche Bilder sind auch bei dem nach Bielschowsky silberbehandelten Fötus Nr. 116 (21 mm) die Regel.

Es findet demnach im Anschluß an das Hervorwachsen der sekundären Gallengangplatten eine Lostrennung peripherer Trabekel von dem Bindegewebe statt. Ob diese Lostrennung eben durch die Platte



bewirkt wird, oder ob sie dem Hervorwachsen der Platte vorausgeht und dieses gleichsam anbahnt, wage ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Für letztere Eventualität spricht aber vielleicht, daß ich ab und zu in den Schnitten älterer Föten Spalten in der eben angedeuteten Lokalisation angetroffen habe, auch ohne daß eine Gallengangplatte an ihrer Innenseite nachzuweisen war.

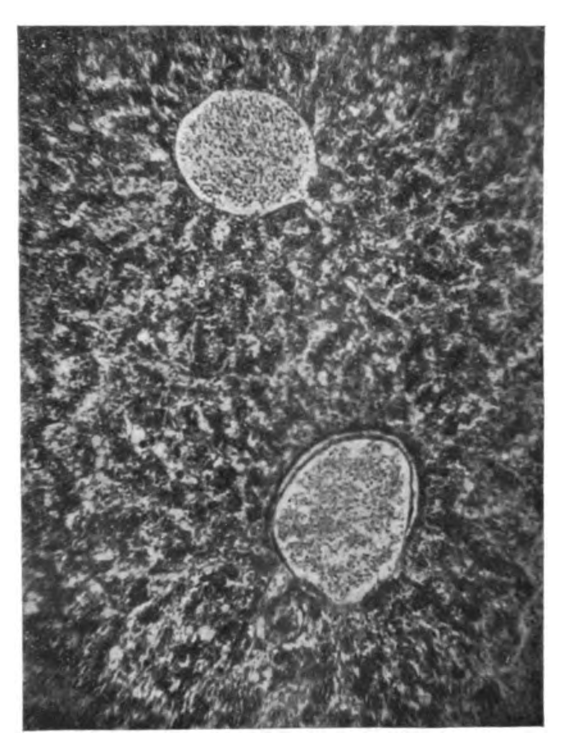


Fig. 20.

Aus dem Innern der Leber eines 22,2 mm langen Menschenfötus (Nr. 36). Oben eine quergeschnittene Vena hepatica mit sehr dünner Wand, unten eine ebenso geschnittene Portavene. Die bindegewebige Wand der letzteren ist auf längere Strecken durch eine Spalte abgehoben; die dunkle Linie, welche außerhalb der Spalte sichtbar ist, entspricht einer sekundären Gallengangplatte. Mikrophotographie; etwa 90fache Vergrößerung.

Jedenfalls scheint das Vorhandensein einer bindegewebigen Umgebung der Venen eine Vorbedingung des Hervorwachsens von zirkumvenösen Gallengangplatten zu sein. Diese Vorbedingung findet sich sowohl betreffs der Pfortader und ihrer Äste, wie betreffs der intrahepatischen Verästelungen der Nabelvene verwirklicht. Längs dieser Gefäße erfolgt auch das betreffende Hervorwachsen und die nachfolgende Umbildung der sekundären Gallengangplatten, während sie

an den an Bindegewebe sehr armen Wurzeln der Venae revehentes und ihren Stämmen gänzlich ausbleibt (Fig. 20). In dem Maße nun als die Bindegewebsbildung den zuerst erwähnten Venenverästelungen entlang fortschreitet, folgt auch die Gallengangbildung ihr auf der Spur, so daß schon bei Nr. 94 (45 mm) die ganze Leber praktisch genommen von solchen Gebilden durchwachsen ist. Dabei können sich Platten von verschiedenen Gängen an einer und derselben Vene begegnen und allem Anschein nach unter Umständen auch verschmelzen.

In dem Vorhandensein des betreffenden perivaskulären Bindegewebes und der durch dasselbe bewirkten freien inneren Parenchymflächen des Organs glaube ich auch den Grund für die veränderte Wachstumsweise sehen zu können, welche die Auswüchse der primären Platte, bzw. der gröberen Gallengänge in diesen späteren Stadien und in den vorher besprochenen früheren aufweisen: im Frühstadium ganz vereinzelte Proliferationen, die nur ausnahmsweise Plattenform, in der Regel aber Röhrenform besitzen, und die mitten zwischen die Trabekel eindringen, um sich eventuell allseitig mit ihnen zu verbinden; im späteren Stadium sekundäre Gallengangplatten in reichlicher Menge und regelmäßiger Verbreitung, welche ihrer Lage an den inneren Parenchymoberflächen gemäß nur einseitig mit Trabekeln zusammenhängen.

Die Frage liegt nun nahe, was für ein Schicksal jene mehr sporadischen, frühzeitigen Ausläufer des Gallengangssystems später haben. Bilden sie sich zurück oder bleiben sie bestehen und werden in das System der definitiven Gänge mit einbezogen? Auf solche Fragen kann ich keine sichere Antwort geben. Da ich aber in den späteren Stadien Gallengänge mit einer Lage mitten unter den Trabekeln nie angetroffen habe, so läßt sich wohl vermuten, daß wenigstens so liegende Abschnitte der früheren Gebilde abortiv sind, während es natürlich denkbar ist, daß eine im Verlaufe eines Pfortader- oder Nabelvenenastes liegende Gallengangverzweigung der früheren Epoche persistieren könnte. Bei der systematischen Versorgung des Leberparenchyms mit Gallengängen spielen jedenfalls diese Frühgebilde keine wesentliche Rolle.

Die Vorstellungen betreffs der Bildungsweise der nicht kapillaren intrahepatischen Gallenwege, zu welchen meine hier vorgelegten Erfahrungen geführt haben, weichen so beträchtlich nicht nur von dem ab, was bisher diesbezüglich allgemein angenommen wurde, sondern

auch von dem meisten, was wir sonst über die Entstehung der Ausführungsgänge der Drüsen wissen, daß es sicherlich nicht überflüssig ist, die wichtigsten Gründe zusammenzustellen, auf welche diese meine Vorstellungen bauen, und genau zu prüfen, ob die betreffenden Tatsachen mit den bisherigen Anschauungen wirklich unvereinbar sind.

Ehe ich darauf eingehe, möchte ich indessen im Vorbeigehen die Aufmerksamkeit darauf lenken, daß auch die supponierte Gallengangbildung auf Kosten von Lebertrabekeln keineswegs einen so innerhalb des Rahmens der gewöhnlichen Drüsenentwicklung liegenden Vorgang darstellt, wie man sie bisweilen betrachtet zu haben scheint.

Zu der Zeit, wo die betreffenden Gallengänge entstehen, haben die Elemente der Trabekel, die Leberzellen, keineswegs den undifferenzierten Charakter »indifferenter« Zellen. Im Gegenteil, sie sind schon seit langem große protoplasmareiche Zellen mit ähnlichen Schwankungen zwischen stärker und schwächer gekörnten Formen, wie sie lebhaft funktionierende Drüsen auszuzeichnen pflegen. Der Umstand, daß die ganze Blutmasse des Fötus um diese Zeit die Leber durchfließt, hat ja auch seit langem veranlaßt, daß man dem Organ schon in dieser Periode wichtige Funktionen zugeschrieben hat.

Daß solche hochdifferenzierte Organzellen nun zurückgebildet werden und den Charakter indifferenter Zellen annehmen, ist ja bei der Entwicklung einer Drüse kein gewöhnliches Ereignis. Dies beweist natürlich nicht, daß eine solche Dedifferenzierung nicht vorkommen kann, wohl darf man es aber auch mit der Annahme eines solchen Vorganges nicht allzuleicht nehmen.

Es ist nun vor allem ein Umstand, der mir mit der bisherigen Auffassung unvereinbar erscheint, nämlich die plattenartige Beschaffenheit der Gebilde, welche zur Entstehung der interlobulären Gallengänge führen, und welche ich hier sekundäre Gallengangplatten genannt habe. Diese ihre Beschaffenheit kann an dem Einzelschnitte recht wenig augenfällig sein. Bei rekonstruktiver Untersuchung kommt sie in überzeugender Weise zum Vorschein. Nun können ja Leberzellenbalken bei geringer Füllung der zwischenliegenden Blutgefäße mitunter dicht liegen. Platten stellen sie aber zu dieser Zeit nie dar, sondern haben immer den Charakter von Tubuli. In der Gestalt zylindrischer Gebilde findet man sie auch an den Rekonstruktionen wieder, wo sie bei dilatierten Blutgefäßen mit relativ großen Zwischenräumen mit der Gallengangplatte verbunden sind.

Entsprechende Bilder erhält man bei näherem Zusehen auch an den Schnitten. Die kontinuierliche Beschaffenheit, welche, wie oben beschrieben, die senkrecht durchschnittene Platte auch an den Stellen aufweisen kann, wo sie das Interstitium zweier Trabekel passiert, hat in gewissen Flachschnittbildern der Platte ihr Gegenstück. Bei einer Einstellung des Tubus kann man dann ein Oberflächenbild der Platte mit ihren dichtliegenden Kernen erhalten, bei einer geringen Änderung der Einstellung sieht man hingegen Querschnitte der Trabekel, die der Platte anhaften.

Besondere Aufmerksamkeit scheinen mir in dieser Hinsicht die distalen Abschnitte der sekundären Gallengangplatten zu verdienen, wo eine einschichtige Beschaffenheit die Platte auszeichnet. Ein Entstehen der hier obwaltenden Strukturverhältnisse auf der Grundlage netzförmig verknüpfter Tubuli setzt ja tiefgreifende Umgestaltungen voraus, von denen in der Wirklichkeit keine Spur zu sehen ist.

Noch schwieriger erscheint es mir, die tatsächlich vorhandenen Strukturverhältnisse auf der Grundlage einer Dedifferenzierung der Leberzellenbalken zu erklären, wenn man den Umstand in Betracht zieht, daß Übergangsformen zwischen Leberzellen und Gallengangepithelien tatsächlich gänzlich fehlen und der Anschluß zwischen beiden Zellenarten ein unmittelbarer ist. Wohl kann man sowohl im Anschluß an eine Gallengangplatte, wie auch sonst, in der Peripherie eines Läppchens bisweilen eine Abflachung und ein Niedrigwerden der Leberzellen wahrnehmen. Die Protoplasmabeschaffenheit der betreffenden Zellen gestattet aber auch unter solchen Umständen kaum jemals einen Zweifel, daß es sich um wirkliche Leberzellen handelt. Bei Glykogenfärbung nach Best [Nr. 136, (32 mm) und (Nr. 138, (36,5 mm)] treten die Leberzellen ohne Glykogen, bzw. mit einer ganz unbeträchtlichen Menge feiner Glykogenkörnchen hervor, die Gallengangepithelien hingegen enthalten nicht selten schon dicht im Anschlusse an die Leberzellen größere Körner dieser Art (vgl. Sundberg 1924).

Es scheint mir, daß die scharfe Abgrenzung der beiden Zellengattungen einen plötzlichen, fast sprungweisen Übergang der einen Zellenart in die andere voraussetzt, ein Vorgang, der an und für sich wenig wahrscheinlich ist, und mit der Annahme einer tiefgreifenden, mit Notwendigkeit Zeit erheischenden Umgestaltung der Lebertrabekel zur Plattenform unvereinbar erscheint.

Während also die bisher herrschende Auffassung betreffs der Bildung der interlobulären Gallengänge mit den vorliegenden Tat-

sachen in auffälligem Widerstreit steht, so spricht gewissermaßen zugunsten der von mir gegebenen Deutung auch der Umstand, daß die Umgestaltungen, welche die sekundären Gallengangplatten nach meiner Darstellung erfahren, wesentlich eine Wiederholung dessen darbietet, was in etwas größerem Maßstabe bei der Umgestaltung der primären Gallengangplatte nachweislich geschieht. In beiden Fällen geht der Weg zur Entwicklung der Gänge über die Bildung epithelialer Platten. Und diese Plattenbildung erinnert nicht wenig an die flächenhafte Ausbreitung entlang einer Gleitfläche, welche in Kulturen in vitro von Epithelzellen häufig wahrgenommen und beschrieben worden ist.

Das sekundäre Auftreten von Ausführungsgängen in der bisher anscheinend als reine »Blutgefäßdrüse« fungierenden fötalen Leber bildet offenbar eine Vorbereitung zur exokrinen, gallenabsondernden Funktion des Organs. Gallenstoffe sollen auch nach Parat (1924) schon am Ende des 3. Fötalmonats im Mekonium nachweisbar sein. Insofern sehe ich diesen Vorgang unter demselben Gesichtspunkte, den Aron schon geltend gemacht hat. Wenn aber dieser Autor die Bildung interlobulärer Gallengänge die Entstehung von Lichtungen in den Trabekeln einleiten läßt, findet diese Auffassung in meinen Präparaten keine Bestätigung. Weit früher als interlobuläre Gänge im Inneren der Leber ausgebildet sind, kommen deutliche Zentrallumina in den Trabekeln vor.

Die gegenseitige Selbständigkeit, welche nach meinen Erfahrungen den Trabekeln und den Gallengängen zukommt, deutet auf eine sehr früh eingetretene Differenzierung des betreffenden Zellenmaterials hin. Dies bringt die von His sen. (1881) seinerzeit getroffene Einteilung der ersten Leberanlage des Menschen in eine kompakte und eine hohle Anlage in Erinnerung, welche Einteilung dem späteren Entwicklungsverlaufe gut entspricht. Die vorliegende Analyse scheint mir demnach eine Art von Rehabilitierung dieser Auffassungsweise darzustellen, gleichwie die Lehre des bahnbrechenden Leipziger Embryologen vom Vorkommen nur eines Leberganges bei den Säugern schon längst durch Nachuntersucher (Hammar 1893, Brachet 1896) Bestätigung gefunden hat.

Upsala, im September 1925.

Schriftenverzeichnis.

ARON, M., 1921. Sur le développement des voies biliaires intrahépatiques et l'établissement de la fonction biliaire du foie. Compt. rend. soc. biol. Paris. T. 85, p. 110—112.

BALFOUR, F. M., 1881. A treatise on comparative embryology. Vol. 2, p. 633. London.

BRACHET, A., 1896. Recherches sur le développement du pancréas et du foie (Sélaciens, Reptiles, Mammifères). Journ. de l'anat. et de la physiol. T. 32, p. 620—696.

BRAUS, H., 1924. Anatomie des Menschen. Bd. II, S. 327.

BROMAN, J., 1911. Normale und abnorme Entwicklung des Menschen. S. 396—397. Wiesbaden.

DOYON, 1874. Zit. nach Oppels Lehrb. d. vergl. mikr. Anat. Bd. 3.

HAMMAR, J. A., 1893. Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der früheren embryonalen Leberentwicklung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. S. 123—156.

HENDRICKSON, W. F., 1898. The development of the bile-capillaries as revealed by Golgi's method. Johns Hopkins Hosp. Bull. 9.

HIS, W., 1881. Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Zur Vorgeschichte der Säugetierleber. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. S. 321—329.

KÖLLIKER, A., 1852. Mikroskopische Anatomie. Bd. 2, S. 248.

v. KÖLLIKER, A., 1879. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. S. 894. Leipzig.

LEWIS, F. T., 1911. Die Entwicklung der Leber. Keibel-Malls Handb. Bd. 2, S. 402—404.

MINOT, C. S., 1894. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. S. 792. Leipzig.

PARAT, M., 1924. Le Méconium est-il un déchet? Bull. d'histologie. T. 1, p. 269—278.

PEYRON, A. et CORSY, F., 1925. Sur la présence de granulations argentaffines dans les travées hépatiques en voie de transformation biliaire, chez l'embryon humain. Compt. rend. soc. biol. T. 92. Paris.

SCAMMON, R. E., 1914/15. The histogenesis of the Selachian liver. Amer. Journ. of Anat. Vol. 17, p. 245—316.

SUNDBERG, C., 1924. Das Glykogen in menschlichen Embryonen von 15, 27 und 40 mm. Zeitschr. f. d. ges. Anat. Abt. I, Bd. 73, S. 168—246.

TOLDT, C. und ZUCKERKANDL, E., 1875. Über die Form- und Texturveränderungen der menschlichen Leber während des Wachstums. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 71, Abt. III.

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Upsala.)

Ein Fall von Aplasie der Gallenblase und des Pankreas ventrale, sowie von Überentwicklung der primären Gallengangplatte bei einem 7,2 mm langen Menschenembryo.

Von

J. Aug. Hammar,
Upsala.

Mit 3 Textfiguren.

(Eingegangen am 10. September 1925.)

Diese kurze Mitteilung schließt sich dem vorstehenden Aufsatz über die erste Bildung der nicht kapillaren intrahepatischen Gallengänge nahe an und findet in diesem ihre Beleuchtung. Wenn ich sie unter selbständiger Überschrift erscheinen lasse, geschieht dies, um etwas nachdrücklicher die Aufmerksamkeit auf den betreffenden interessanten Fall zu lenken, als es wohl sonst der Fall wäre.

Der Embryo ist in KEIBELS Normentafeln, Heft 8 unter Nr. 26 schon 1908 monographisch beschrieben worden. Die damals vorliegende Rekonstruktion des Vorderdarmes in 84facher Vergrößerung ließ das Vorhandensein von Rudimenten der Gallenblase und des Pankreas ventrale nicht ganz ausschließen, was in dem damals gebrauchten Wortlaut zum Ausdruck kommt (»ventrale Pankreas- und Gallenblasenanlagen kaum angedeutet«). Erst nach der zum Zwecke des Lebergangsstudiums ausgeführten Rekonstruktion im doppelten Maßstabe läßt sich die völlige Abwesenheit der nämlichen Gebilde feststellen. In dieser Rekonstruktion kommt auch das auffällige anomale Verhalten des Leberganges beim Eintritt in die Leber zum Ausdruck.

Ehe ich zur Beschreibung dieser Verhältnisse übergehe, möchte ich hervorheben, daß die erwähnten Anomalien nicht die einzigen an diesem Embryo beobachteten sind. Fehlender Anschluß der WOLFFschen Gänge an die Kloake, eigenartige Überreste des Schwanzdarmes und zystenartige Abschnürung des Kaudalendes des Medullarrohrs

sind schon in der früheren Mitteilung hervorgehobene Umstände teratologischer Bedeutung.

Was nun das Verhalten des Leberganges (*Lbg*) anbetrifft, so sieht man an der Abbildung Fig. 1 denselben vom Duodenalteil des Darmrohres fast senkrecht in kranialer Richtung aufsteigen. Er hat den Charakter eines unverzweigten, am Querschnitte rundlichen Ganges mit deutlicher offener Lichtung. Er erreicht die Leber ohne jedwelche Spuren einer Divertikelbildung, und das Fehlen sowohl einer Anlage der Gallenblase wie eines Pankreas ventrale läßt sich also ohne jeglichen Zweifel feststellen. Zum Vergleich ist daran zu erinnern, daß diese Gebilde normalerweise schon bei einer Embryonalgröße 3—4 mm erscheinen und daß ihre Anlagen bei meinem im vorstehenden Aufsatze mitgeteilten Embryo von 5 mm (l. c. Fig. 2) schon gut ausgeprägt sind.

Auch die dorsale Pankreasanlage (*P.d.*) hat im vorliegenden Embryo einen gewissen rückständigen Charakter. Eine Stielung vom Darm ist nicht zu sehen, sondern die Anlage hat die Form einer weit offenen dreiseitigen Tasche mit einer Epithelbekleidung, die von der des Darmes nicht wesentlich abweicht.

Die Leber ist außerordentlich stark blutüberfüllt (Fig. 3), so daß die dünnen Leberzellenbalken meistens durch Gefäße getrennt sind, deren Durchmesser das Doppelte der Balkenbreite beträgt. In der Leberpforte bewirkt die Blutüberfüllung der Venen, daß das Portabindegewebe bis auf eine dünne, den Lebergang und die von ihm ausgehende Platte begleitende Schicht reduziert ist.

In diese bindegewebsarme, blutreiche Umgebung dringt nun das obere Ende des Leberganges hinein. Er verbreitert sich hierbei zu einer fast allseitig von ihm ausgehenden Epithelplatte (*Ggp*), die im großen und ganzen schüsselförmig ist, wobei sie ihre Konkavität kranialwärts richtet. In seinem linken und ventralen Abschnitt ist der Boden der Schüssel von meistens nur kleineren Gefäßlücken durchsetzt, während sein rechter und dorsaler Abschnitt von drei beträchtlichen rundlichen Öffnungen durchbrochen ist, so daß von der Platte hier drei mehr gangförmige radiäre Abschnitte übrig bleiben (Fig. 2). Der Boden der Schüssel zeigt grübchenförmige Vertiefungen mit zwischenliegenden Leisten. Von diesen Leisten ist eine sagittalgestellte mediane besonders stark entwickelt, und aus ihrem dorsalen Abschnitt erhebt sich eine direkte Verlängerung des Leberganges in der Form eines gleichfalls hohlen, aufwärts sich verdünnenden Ganges (*Z*), der sich unter Abgabe mehrerer gleichfalls hohler, an Trabekeln endigender

Seitenäste bis tief in das Leberparenchym hinein verfolgen läßt. Hier zeigt das Epithel an zwei Schnitten einen Abbruch, während die begleitende dünne Bindegewebshülle kontinuierlich und hohl bleibt. Ob es sich hier um eine präformierte oder lediglich um eine durch postmortale Schrumpfung bewirkte Diskontinuität handelt, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Sicher ist aber, daß sich kranialwärts von dem Abbruch eine direkte wesentlich plattenförmige Ver-

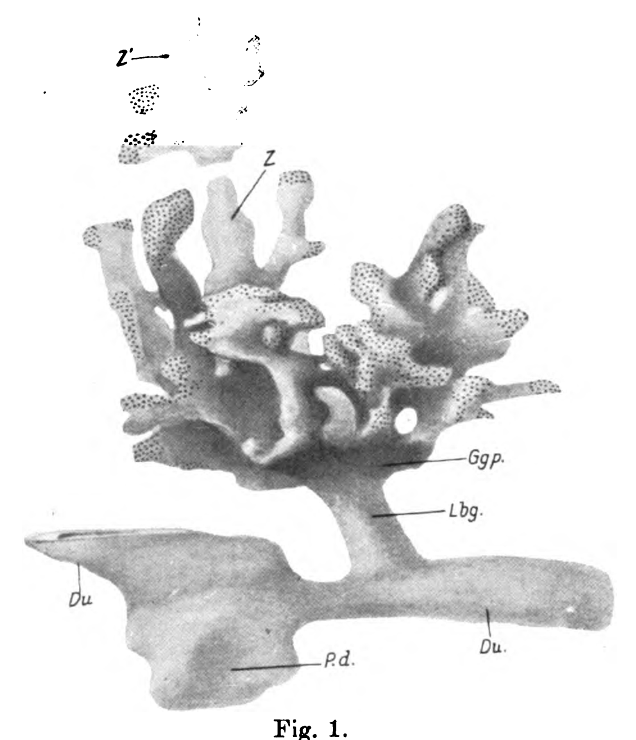


Fig. 1.
Ansicht von rechts.
Erklärung der Fig. 1 und 2.
Plattenrekonstruktion des Duodenum (*Du*), des Pancreas dorsale (*P. d.*), des Leberganges (*Lbg*), der Gallengangplatte (*Ggp*) und der intrahepatischen Gallengänge des 7,2 mm langen Menschenembryos. Unter den intrahepatischen Gängen ist der zentral aufsteigende mit *Z* und sein kraniales Fortsetzungsstück mit *Z'* bezeichnet. Die in dem Modelle wiedergegebenen Teile des Trabekelsystems der Leber sind im Bild durch Punktierung kenntlich gemacht. Das bei 167 facher Vergrößerung ausgeführte Modell ist beim Abzeichnen im Maßstabe 4/5 verkleinert worden.

längerung (*Z'*) noch 19 Schnitten (zu 12 μ) weit verfolgen läßt. An ihrem einen Rand steht dieselbe mit ein paar Trabekeln in Verbindung, an ihrem anderen Rand gibt sie ein paar kurze Gangzweige ab, selbst endigt sie mit einem anscheinend freien kranialen Rande. Einer der erwähnten Zweige ist an einer kurzen Strecke unterbrochen.

Von den Rändern und der konvexen Außenfläche gibt die schüsselförmige Gallengangplatte zahlreiche, zum Teil plattenförmige, meistens aber röhrenförmige Äste ab, die nach längerem oder kürzerem Verlauf in Lebertrabekel übergehen. Einzelne Trabekel nehmen auch mehr direkt von der Außenfläche der Platte ihren Ursprung.

Die primäre Gallengangplatte bietet demnach betreffs sowohl der Form als auch der Größe beträchtliche Abweichungen dar von dem, was bei der normalen Entwicklung vorkommt und im vorstehenden Aufsatze geschildert worden ist. In ihrer Lage hingegen erbietet sie

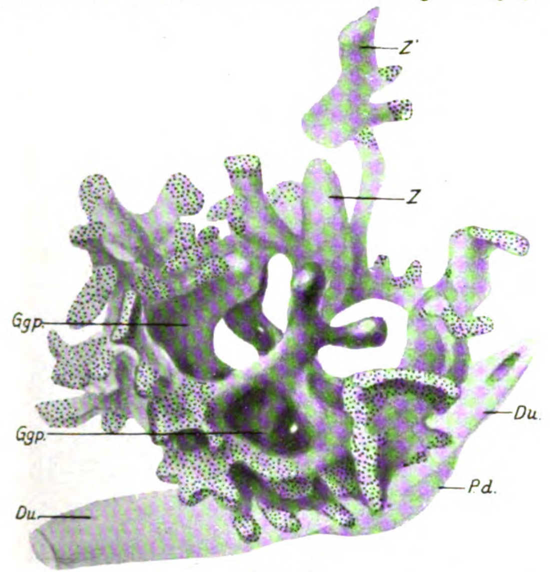


Fig. 2.
Ansicht von der kranialen Seite und etwas von links.

insofern gewisse Analogien mit den normalen Verhältnissen, als die Platte selbst auch in diesem Falle an der Grenze zwischen portalem Bindegewebe und Parenchym anzutreffen ist, während ihre hauptsächlich tubulären Verlängerungen frei in das Parenchym hineinragen, um dort mit Trabekeln in Verbindung zu treten. Das Portabindegewebe selbst hat aber die Gestaltung einer dünnen, hauptsächlich horizontal ausgebreiteten Schicht angenommen, und diese Schicht bildet gleichsam ein Bett, auf welchem die epitheliale Gallengangplatte ruht. Ich denke, daß die Blutüberfüllung der großen Venenstämme den Grund zu dieser Umgestaltung abgegeben hat, vielleicht so, daß in erster Linie das Portabindegewebe nach abwärts verschoben wurde und dann die Verbreiterung des Leberganges zur Gallengangplatte dem Bindegewebe entlang erfolgte.

Bemerkungswert ist auch die Größe der primären Gallengangplatte. Angesichts des Umstandes, daß ihre Masse hier die der Platte normaler Fälle desselben Entwicklungsstadiums mehrfach übertrifft, stellt sich die Frage, ob etwa das Material, welches sonst zur Bildung der Gallenblase (und das Pancreas ventrale) verwendet wird, hier in der Bildung der Gallengangplatte mit einbezogen worden ist.

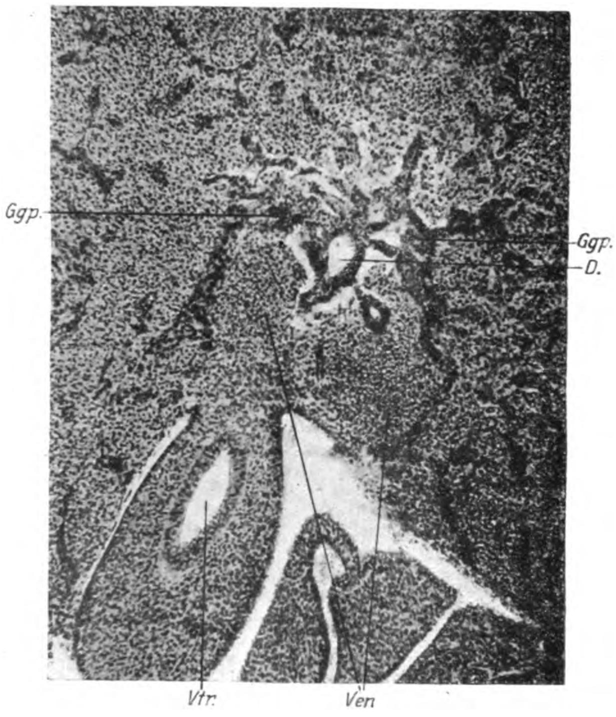


Fig. 3.

Transversaler Durchschnitt durch den betreffenden Embryo in der Gegend der Leberpforte. *Vtr* Ventrikel, *Ven* Venae hepaticae advehentes, sehr stark mit Blut gefüllt; sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 1 und 2. Mikrophotographie; 80fache Vergrößerung.

Wie sich die fernere Entwicklung des intrahepatischen Gallengangsystems im vorliegenden Fall gestaltet hätte, läßt sich natürlich nicht sagen. Aber derselbe mahnt entschieden dazu, bei künftigen Fällen von Gallenblasenaplasie eine eingehende Untersuchung des ganzen Gallengangsystems nicht zu unterlassen.

Bei fortgesetzter Entwicklung hätte wohl das Pankreas ein Beispiel vom Ductus Santorini als einzigem Ausführungsgang dargeboten, was also wohl als primäre Mißbildung vorkommen könnte.

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Greifswald.)

Betrachtungen über die Aufgaben der Keimblätter.

Von

Karl Peter,
Greifswald.

(Eingegangen am 26. September 1925.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	95
I. Gestaltungsfunktion der Keimblätter	97
A. Spezifität der Keimblätter	97
a) Die Tatsachen	97
1. Histogenetische Bedeutung der Keimblätter	98
2. Zytogenetische Bedeutung	99
α) Zellen	99
β) Zellderivate	100
3. Organogenetische Bedeutung	100
4. Prospektive Potenz und Spezifität der Keimblätter	102
b) Erklärung der Abweichungen von der Spezifität der Keimblätter	103
B. Geltungsbereich der Keimblätter	104
C. Unabhängigkeit der Entwicklungsstufen voneinander	106
II. Erhaltungsfunktion	109
A. Die besondere Aufgabe der Keimblätter	109
B. Die Keimblätter als embryonale Organe	113
Schluß: Bestimmung des Begriffes Keimblatt	114
Ausblick auf die Homologiefrage	115
Zusammenfassung	116

Einleitung.

Die Lehre von den Keimblättern ist ein Kapitel der Entwicklungsgeschichte, das lange Zeit im Vordergrund des Interesses der Embryologen gestanden und eine gewaltige Literatur hervorgerufen hat. Die rein deskriptive Behandlung konnte jedoch nicht all die großen Probleme, die sie enthielt, lösen, und so erlahmte das Interesse an ihr etwas,

bis eine neue Methode, die experimentelle, in neuester Zeit das Gebiet wieder in Angriff nehmen ließ. Von zwei Seiten, mittels zweier Verfahren, der Transplantation (SPEMANNsche Schule) und der Farbmarkierung (VOGT) wurde die Frage nach der Bedeutung der Keimblätter von neuem aufgerollt, und schon sind reiche Früchte geerntet worden.

Aber stets handelt es sich bei diesen Untersuchungen um die Frage, was aus einem Keimblatt wird oder werden kann, um seine prospektive Bedeutung und prospektive Potenz, erstere die normale Entwicklung beherrschend, letztere bei abnormen Vorgängen, wie Regeneration in Erscheinung tretend.

Genügt nun diese Betrachtungsweise, um die Existenz der Keimblätter voll zu erklären? Ich meine: nein. Wir werden hören, daß einige Organe sich im Keim anlegen, ohne ein Keimblattstadium durchgemacht zu haben. Warum zerlegt sich der Keim an diesen Stellen nicht auch in einzelne Blätter? Darauf kann das Studium der prospektiven Bedeutung oder Potenz keine Antwort geben, denn es nimmt die Keimblätter als vorhanden oder nicht vorhanden hin und beschreibt nur, was aus den einzelnen Körperregionen entsteht oder entstehen kann. Wir brauchen hier noch eine andere Betrachtungsweise der Keimblätter, die, wie hier gleich vorweg genommen sein mag, nicht ihre Gestaltungsfunktion, sondern ihre Erhaltungsfunktion (ROUX) berücksichtigt, die es uns überhaupt erst ermöglicht, auf die aufgeworfene Frage eine Antwort zu geben, wenn sie zurzeit auch noch nicht imstande ist, dies in erschöpfender Weise zu tun. Und dieser Betrachtung sollen die folgenden Zeilen hauptsächlich gewidmet sein. Sie wird uns auch dazu führen, eine befriedigende Bestimmung des Begriffs »Keimblatt« zu liefern.

Vorher aber muß die Gestaltungsfunktion der Keimblätter ausführlich zu Worte kommen; es muß untersucht werden, ob die prospektive Bedeutung der einzelnen Keimblätter — wir beschränken uns auf die normale Entwicklung, die prospektive Potenz wird daher am Schlusse dieses Kapitels nur kurz erwähnt werden — wirklich eine so universelle Bedeutung besitzt, wie ihr gern zugeschrieben wurde, und wie sie in der Lehre von der Spezifität der Keimblätter zum reinsten Ausdruck kommt. Daher werden diese Lehren und die Abweichungen von der Spezifität erst erörtert, auch ein Versuch zur Erklärung dieser »Ausnahmen« gemacht werden. Daraus ergibt sich ein Ausblick auf die von mir schon früher hervorgehobene »Unabhängigkeit der Entwicklungsstufen voneinander«. Dann erst können wir zu unserer Hauptfrage nach der Erhaltungsfunktion der Keimblätter gelangen und mit einer Definition derselben und einem Seitenblick auf die Homologiefrage schließen.

I. Gestaltungsfunktion der Keimblätter.

A. Spezifität der Keimblätter.

a) Die Tatsachen.

Zuerst soll also die Spezifität der Keimblätter auf ihren Geltungsbereich geprüft werden.

Noch vor wenigen Jahrzehnten haben sich unsere besten Embryologen mit ihrer ganzen Autorität für diese Lehre eingesetzt. C. RABL hat sie in seiner temperamentvollen Weise verteidigt, und der jüngst verstorbene H. E. ZIEGLER hat in seinem ausgezeichneten Lehrbuch die oft zitierten Sätze geschrieben: »Im übrigen ist es ausgeschlossen, daß ein Keimblatt Gewebe erzeuge, welche ihm nicht zukommen, z. B. daß das Ektoderm Knorpel und Knochen hervorbringe ... Wenn bei den Wirbeltieren die Gastrulation beendet ist und die Keimblätter gebildet sind, so haben diese Keimblätter ganz getrennte Aufgaben in bezug auf ihre Beteiligung an den Organen und die Bildung der Gewebe. Dieser Satz spricht die Lehre von der Spezifität der Keimblätter aus, welche eines der wichtigsten allgemeinen Resultate der embryologischen Forschung ist«.

Diese Lehre hat mit Recht eine große Rolle gespielt, die Embryologie mächtig gefördert und so großen Nutzen geschaffen; gestattete sie doch, das sich ins Unabsehbare mehrende Material in ein bequemes System zu bringen und übersichtlich zu ordnen.

Aber die Stimmen gegen ihre strenge Geltung wurden nicht still, immer wieder wurde besonders von jüngeren Forschern gegen sie Sturm gelaufen, immer mehr an der Hand von nicht mehr abweisbaren Tatsachen. So sah sich VOIT genötigt, die Spezifität der Keimblätter für Gewebe aufzugeben, für Organe dagegen behielt er sie noch bei, während VEIT auch die letztere Anwendung nicht mehr gelten lassen wollte.

Ich möchte den ganzen Streit hier nicht in extenso wiederholen, muß aber im Interesse unserer Hauptfrage die verschiedenen Geltungsbereiche der Lehre hier besprechen. Wie erwähnt, teilte VOIT die Spezifität in eine histogenetische und eine organogenetische ein. Ich möchte von ersterer noch eine zytogenetische abtrennen, die sich nicht auf die einzelnen Gewebsformen beschränkt, sondern den Bau der Zellen und ihrer Derivate behandelt.

Die Lehre von der Spezifität der Keimblätter muß also durchstudiert werden:

1. in histogenetischer,
2. in zytogenetischer,
3. in organogenetischer Hinsicht.

1. Histogenetische Bedeutung der Keimblätter.

Die strenge Lehre, daß ein bestimmtes Gewebe nur von einem bestimmten Keimblatt herstammen könne, mußte bald aufgegeben werden. Die ektodermale Genese der Muskulatur der Iris und der Schweißdrüsen lehrte, daß glatte und (bei Vögeln) quergestreifte Muskulatur nicht nur vom Mesoblast geliefert werden kann.

Energischer wogte der Kampf um die Herkunft des Mesenchyms. Nachdem schon KASCHTSCHENKO, GORONOWITSCH, PLATT für eine teilweise ektodermale Entstehung eingetreten waren, wies DOHRN 1902 an dem besonders günstigen Material von Torpedo unwiderleglich nach, daß das Mesenchym der Branchialbögen mit seinen Derivaten — also auch den Knorpeln — von der Ganglienleiste abzuleiten, also ektodermaler Natur sei, und VEIT konnte neuerdings schreiben, daß die Neuralleiste »in großem Maßstabe die Quelle des Kopfmesenchyms« sei, wie »immer wieder und bei allen Klassen der Wirbeltiere einschließlich des Menschen bestätigt sei«. Epithel kann also von allen drei Keimblättern entstehen, Stützgewebe sowie Muskulatur aus Ektoderm und Mesoderm, und nur das Nervengewebe nimmt eine Ausnahmestellung ein, indem es, soweit es von einem Keimblatt geliefert wird, sich allein von Ektoderm herleitet.

Von verschiedenen Keimblättern können nicht nur die gleichen Gewebe geliefert werden, sondern auch die einzelnen Formen dieser Gewebe. Früher glaubten einige Forscher, daß geschichtetes Plattenepithel ausschließlich vom Ektoderm gebildet werden können und nahmen, um die Auskleidung des Ösophagus mit dieser Epithelart zu erklären, eine Wanderung des ektodermalen geschichteten Pflasterepithels von der Mundhöhle aus das Verdauungsrohr hinab an — jetzt weiß man, daß diese schwer vorstellbare Verschiebung des Epithels nicht statt hat, daß auch Entoderm solches Epithel hervorbringen kann. Auch VEIT schrieb schon: »Histologisch besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen den Epithelien der drei Keimblätter«.

Auch die Entstehung von Blut, Gefäß- und Herzendothel könnte hier angeführt werden; sie wird bei der Besprechung der Organe Erwähnung finden.

Es können also die gleichen Gewebsformen von verschiedenen Keimblättern gebildet werden, und diese Unabhängigkeit der Gewebe von den Keimblättern legt die Frage nahe, ob wir überhaupt ein genetisches Moment in die Einteilung der Gewebe hineintragen sollen. Ich glaube, daß wir dieses absolut beiseite lassen dürfen und befinde mich in Übereinstimmung mit SCHAFFER, der der Ansicht ist, »daß die Abstammung

eines Gewebselementes nicht unbedingt bestimmend sein kann für seine Stellung im histologischen System, so lange unsere Gewebseinteilung nicht ausschließlich auf genetischen, sondern vorwiegend morphologisch-biologischen Prinzipien aufgebaut ist«. So wichtig es wäre, die verschiedenen Arten der Gewebe auch genetisch begründen zu können — die Keimblätter haben sich für eine solche Einteilung als völlig ungeeignet erwiesen, Keimblatt und Gewebe sind zwei Begriffe, die sich genetisch nicht decken, sondern eine gewisse Unabhängigkeit voneinander zeigen, die in ihren verschiedenen Aufgaben begründet ist. Kausalgenetisch wird man sich dieses Verhalten so vorzustellen haben, daß den Keimblättern die Potenz innewohnt, auf gleiche Reize in gleicher Weise zu antworten, so daß unabhängig von der Abstammung aus Ektoderm, Mesoderm oder Entoderm das gleiche Gebilde entstehen kann.

Bezüglich der Gewebe ist also die Spezifität der Keimblätter abzulehnen. Es fragt sich nun, ob dies bezüglich der Zellen der Fall ist.

2. Zytogenetische Bedeutung der Keimblätter.

Wir halten bei der Besprechung der Zytogenese am besten die Zellen und ihre Abkömmlinge auseinander.

α) Zellen.

Hier muß untersucht werden, ob die den verschiedenen Keimblättern entstammenden Zellen, die Elemente der schon abgehandelten Gewebe, einander völlig gleichen oder nicht.

Bei manchen Geweben ist dies schwer nachzuweisen. Unter den glatten Muskelzellen nehmen die ektodermalen Zellen des Dilatator iridis in ihrer Gestalt anscheinend eine Sonderstellung ein, dagegen scheinen die des Sphincter iridis sich den mesenchymalen Muskelzellen anzuschließen. Klarer ist diese Frage beim Epithel zu entscheiden.

Daß Ektoderm und Entoderm innerhalb dieser Gewebsform völlig die gleichen Elemente liefern können, geht aus der Unmöglichkeit hervor, die Grenzen der Keimblätter im ausgewachsenen Organismus zu bestimmen. So ist es absolut unmöglich, exakt anzugeben, wo das ektodermale Epithel der Mundbucht in der Mundhöhle aufhört und das entodermale beginnt. Die allerdings sehr bestimmt vorgetragene Grenzbestimmung Fleischmanns ist, da er eine ganz willkürlich nach der Modellierung des Epithels gezogene Linie als Scheide zwischen den beiden Keimblättern annimmt, als völlig haltlose Spekulation abzuweisen. Das vor und hinter dieser Grenze gelegene Epithel ist absolut gleich gestaltet, und die Epithelflächen, obgleich von verschiedenen Blättern herstammend, sind durchaus

gleich gebaut. Das gilt auch von ihren Abkömmlingen. Der Überzug der Zunge ist teils ektodermal, teils entodermal, und in beiden Abteilungen finden sich Geschmacksknospen. So kann jedes der beiden Keimblätter auch diese hochdifferenzierten Organe liefern, wie schon hier vorausgenommen sein mag.

Auch dem Mesenchym und seinen Abkömmlingen kann man nicht ansehen, welchem Keimblatt sie entstammen, ob man »Mesektoderm« oder »Mesentoderm« vor sich hat. Wir können nach SZILY »zwischen Mesenchymzellen verschiedenen Ursprungs nicht unterscheiden«, wenn sie sich mischen. Also auch hier völlige Übereinstimmung zwischen den von verschiedenen Keimblättern gelieferten Zellen.

Verlassen wir nun die Zellen und wenden uns zu den

β) Zellderivaten.

Für die Zellderivate gilt auch das für die Zellen selbst Gesagte. Die Tonofibrillen im ektodermalen und entodermalen Pflasterepithel verhalten sich ganz gleich, die kollagenen Fasern im Knorpel lassen keinen Unterschied erkennen, ob das Gewebe nun mesodermalen oder ektodermalen Ursprungs ist.

Aber auch sonst zeigen Fibrillen verschiedener Herkunft viele gemeinsame Eigenschaften, wie neuerdings PATZELT in einer vorzüglichen Arbeit hervorgehoben hat. Nach ihm gilt für »die kollagenen Fasern im Bindegewebe, Knochen und Knorpel, die Fibrillen der glatten und quergestreiften Muskulatur, des Epithels und der Rindensubstanz des Haares«, daß sie positiv einachsig doppelbrechend sind und daß die Richtung der optischen Achse der Richtung der Fibrillen entspricht. Bezüglich der Veränderung der Doppelbrechung durch Phenole verhält sich die ektodermale Linsenkapsel, das Chitin wie die kollagenen Fasern — kurz, es findet sich »eine weitgehende Übereinstimmung der histologischen, physikalischen und chemischen Befunde«.

Eine Spezifität der Keimblätter ist also weder bezüglich der ihnen entstammenden Zellen noch ihrer Abkömmlinge zu erkennen.

3. Organogenetische Bedeutung der Keimblätter.

Als dritter Punkt ist die Bedeutung der Keimblätter für die Organe zu berücksichtigen.

VOIT glaubte sie, wie erwähnt, noch aufrecht erhalten zu können; nach ihm »ist die Aufteilung der organbildenden Aufgaben an die einzelnen Keimblätter durch die neuen Forschungen nur noch genauer

präzisiert worden, indem eben begonnen wurde, die bisher mit Unrecht in einen Topf geworfenen mesenchymalen Organe in richtigerer Weise nach ihrer Entstehung den einzelnen Keimblättern zuzuweisen«.

Sehen wir nun zu, ob diese Ansicht zu Recht besteht.

Ein Organ kann in doppelter Hinsicht gegen die Lehre von der Spezifität der Keimblätter verstoßen: einmal, indem es bei einem Tier sich aus mehreren Keimblättern entwickelt (hybride Organe) und zweitens, indem es bei derselben Art zwar nur aus einem Keimblatt entsteht, bei verschiedenen Arten aber von verschiedenen Blättern geliefert wird, bei einer z. B. aus dem Ektoderm, bei einer anderen etwa aus dem Entoderm. Übrigens handelt es sich natürlich bei den »hybriden Organen« nur um die Herleitung der für das Organ typischen Elemente; genau genommen mußte man fast alle Organe so benennen, da in sie Bindegewebe, Gefäße und Nerven eindringen und so Derivate anderer Keimblätter in die ursprüngliche Anlage einmischen, doch ändert dieses Verhalten schon dem allgemeinen Gebrauch nach, dem wir uns hier anschließen, nichts an der Zuordnung des Organs zu einem bestimmten Keimblatt, man pflegt das Nervensystem als ektodermales, die Leber als entodermales Organ zu bezeichnen.

Als typisches Beispiel eines Organes, das bei verschiedenen Tieren sich von verschiedenen Keimblättern bildet, gilt mit Recht die Thymusdrüse. Während sie sich beim Menschen und vielen anderen Säugern von dem entodermalen Epithel der Schlundtaschen herleitet, entsteht sie nach H. Rabls exakten Untersuchungen beim Maulwurf aus dem abgeschnürten Sinus cervicalis, der ektodermales Epithel trägt, und bei Schwein und Meerschweinchen entwickelt sie sich gar, wie in den Arbeiten von Zottermann und Ruben zu lesen ist, die beide unter der sachkundigen Leitung von Hammar entstanden sind, von der Bedeckung der Schlundtaschen und der Schlundfurchen, ist also gemischter, hybrider, ekto-entodermaler Natur. Badertscher bestätigt dies für das Schwein. Dazu ist zu bemerken, daß nach der eingehenden Beschreibung der ektodermalen Maulwurfsthymus durch Schaffer nicht daran zu zweifeln ist, daß ihre histologische Beschaffenheit durchaus die gleiche ist wie die des endotermalen Organs anderer Säugetiere; Schaffers Fig. 6 könnte fast der menschlichen Thymus entnommen sein: man erkennt Rinde und Mark, Hassalsche Körperchen, Lymphozyten und Plasmazellen, große Epithelzellen am Rande der Läppchen usw. Ebenso schreibt Zottermann: »Eine strukturelle Verschiedenheit ist zwischen der Thymus ectodermalis und der Thymus entodermalis beim Schwein nicht vorhanden; sie besitzen beide die typische Thymusstruktur«.

Diese Beispiele lehren, daß die Herkunft eines Organs in keiner Weise über seinen Bau entscheidet; ob es dem äußeren oder dem inneren Keimblatt entstammt, ist für den feineren Bau ganz gleichgültig, und zwar in den beiden oben berührten Beziehungen: einmal insofern, als das Organ bei einem Tier aus dem Ektoderm, bei einer anderen Art aus dem Entoderm hervorgeht (Maulwurf), dann aber auch insofern, als es, ein hybrides Organ, bei demselben Individuum ento- und ektodermale Teile besitzt (Schwein, Meerschweinchen).

Auch Blut und Gefäße (ob man das Blut als Gewebe oder als Organ auffassen will, ist für unsere Zwecke natürlich gleichgültig) gehören hierher, wie aus den genaueren Untersuchungen von Rückert und Mollier, die sie in Hertwigs Handbuch der vergleichenden Entwicklungslehre niedergelegt haben, hervorgeht. Sowohl die ersten Herzgefäßzellen, als auch die Elemente des Blutes entstehen bei einigen Formen aus dem Mesoblast, bei anderen aus dem Entoblast und Mesoblast. So fand Rückert für die kaudalen Blutinseln beim Gecko einen mesodermalen, für die vordersten Anlagen einen entodermalen Ursprung. Der Unterschied ist hier allerdings nicht so groß, wie bei der Thymus; wir werden unten nochmals auf dieses Beispiel zurückkommen und sehen, daß die zeitlich verschieden einsetzende Differenzierung des mittleren Keimblattes dabei eine Rolle spielt.

Ich will es mit diesen Beispielen genug sein lassen. Andere Fälle, wie der ektodermale Zuwachs, den der mesodermale Wolffsche Gang beziehen soll, sind nicht unbestritten und dürfen daher hier nicht angereiht werden. Jedenfalls sehen wir, daß die Spezifität der Keimblätter auch für die Organe nicht aufrecht erhalten werden kann. Wenn das gleiche Organ sich bei einer Art aus dem inneren, bei einer anderen aus dem äußeren Keimblatt, bei einer dritten von beiden herleitet, kann von einer Spezifität der Keimblätter nicht gesprochen werden, und wir müssen uns gegen Voit dem Urteil Veits anschließen.

4. Prospektive Potenz und Spezifität der Keimblätter.

Noch weniger wird die Spezifität der Keimblätter gewahrt bei abnormen Vorgängen, wie Regeneration und Transplantation, bei welchen die prospektive Potenz in Wirksamkeit tritt, so daß ein Keimblatt Gebilde liefert, die es bei normaler Entwicklung nie entstehen läßt. So wird bei Anneliden der Pharynx, der normal ektodermalen Ursprungs ist, nach Abschneiden des Vorderendes des Wurmes durch Regeneration vom Entoderm aus gebildet, und das gleiche gilt vom Enddarm.

Wie weitgehend die prospektive Potenz der Keimblätter bei Triton ist, geht aus MANGOLDs Versuchen hervor; doch möchte ich davor warnen, seine Ergebnisse auf das ganze Tierreich auszudehnen, da sich die verschiedenen Arten in dieser Hinsicht wohl verschieden verhalten werden. MANGOLD schreibt: »Die Keimblätter, wie sie sich an einer Gastrula gegen Ende der Gastrulation darstellen, repräsentieren nur morphologische, keine potentiell voneinander geschiedene Keimbezirke. Über die Zukunft der sie aufbauenden Zellen entscheidet ihre Lage. Ein Stück Ektoderm kann im Urwirbelbereich einen oder mehrere Urwirbel selbstständig liefern, es besteht daher kein Grund, ihm nur die Bildungsfähigkeit von mesodermalem Gewebe, nicht diejenige von Organen zuzuerkennen. Gegen Ende der Gastrulation setzt innerhalb der Keimblätter die Determination der Organe ein, wodurch weiterhin ein erfolgreicher Austausch von Gewebe zwischen und wahrscheinlich auch innerhalb der Keimblätter unmöglich wird«.

Die prospektive Potenz eines Keimblattes kommt auch bei Transplantationen erwachsener Gewebe zur Geltung. So hat man — nach BARFURTH 1910 — Haut auf das viszerale Blatt der Pleura oder des Perikards gelegt, beim Hund auch Teile der Dura mater, des Peritonäum, der Tunica vaginalis propria, der Gelenkkapsel durch Haut ersetzt mit dem Ergebnis, »daß die Haut gemäß der neuen funktionellen Beanspruchung sich in Peritonäum, Dura, Gelenkkapsel umwandelte, so daß sie sich nach einer bestimmten Zeit weder makroskopisch noch mikroskopisch von ihrer Umgebung unterscheidet«. Allerdings fügt BARFURTH den Satz hinzu: »Ob hier trotz der Autoplastik eine einfache ‚Umwandlung‘ oder nicht vielmehr ein Ersatz von der Unterlage aus erfolgt, wird weiter zu untersuchen sein«. Wir wollen also vorsichtig von der Verwendung dieser Versuche für unsere Frage absehen.

Trotzdem können wir erkennen, daß bei abnormen Vorgängen, bei denen der prospektive Potenz der Keimblätter in Betracht kommt, die Keimblätter in keiner Weise eine Spezifität wahren.

b) Erklärung der Abweichungen von der Spezifität der Keimblätter.

Fragen wir nach dieser Aufzählung der zahlreichen, grundsätzlichen und sich auf alle Arten von Körperteilen beziehenden Abweichungen von der Spezifität der Keimblätter nach ihren Ursachen, so wird überall mit Recht die Funktion der in Rede stehenden Gebilde dafür angeführt. Dies gilt für Organe, Gewebe und Zellen. Die Zunge braucht auf ihrem Rücken vielschichtiges Plattenepithel mit Geschmacksknospen,

und so entwickelt sich ihre Bedeckung in völlig identischer Richtung, ob sie sich vom Ektoderm oder vom Entoderm herleitet. Das gleiche gilt für ihre Zellen, und für deren Derivate hat PATZELT selbst die funktionelle Anpassung betont. Wenn irgendwo eine Fibrille von bestimmter chemisch-physikalischer Eigenschaft verlangt wird, so entwickelt sie sich an diesem Orte, gleichgültig, welchen Ursprungs das Gewebe ist. Die Funktion ist also das ausschlaggebende; wollte man die von BARFURTH angeführten Transplantationsversuche gelten lassen, so könnte man auf den Satz hinweisen, daß die ektodermale Epidermis sich »gemäß der neuen funktionellen Beanspruchung« in anderes Epithel umwandelt. Die Funktion verlangt an einer bestimmten Körperstelle bestimmte Differenzierungen und nimmt nicht Rücksicht darauf, ob diese Stelle gerade im Bereich eines Keimblattes oder an der Grenze von zweien liegt. Damit stimmt auch MANGOLDs Satz, daß über die Zukunft der die Keimblätter aufbauenden Zellen ihre Lage entscheidet, überein.

Schwerer ist es, den verschiedenen Ursprung der Thymus zu verstehen. Auch hier werden topographisch-funktionelle Momente im Spiele sein, doch ist noch nicht zu verstehen, weshalb in einem Fall Ektoderm, im anderen Entoderm zur Lieferung der Drüse herangezogen wird.

B. Geltungsbereich der Keimblätter.

Einleitend wurde bereits kurz darauf hingewiesen, daß nicht alle Organe aus einem Keimblatt zu entstehen brauchen, daß sie sich aus noch undifferenziertem Material herleiten können und so das im allgemeinen übliche Durchgangsstadium der Keimblätter überspringen. KORSCHELT und HEIDER haben in dem ausgezeichneten Kapitel »Keimblätterbildung« ihres Lehrbuches bereits auf diese Tatsache hingewiesen. Ihnen entnehme ich die Angabe, daß es nach MEISENHEIMER bei einigen Mollusken gar keine Keimblätter gibt, sondern auf das Blastulastadium sofort die Organogenese einsetzt.

Aber auch bei Wirbeltieren werden einige Organteile aus noch nicht in Keimblätter zerlegten Zellmassen differenziert. So wächst der hintere Teil der Neuralplatte und der Chorda direkt aus dem Primitivstreifen aus, während der vordere von vollentwickelten Keimblättern geliefert wird. Also ein völliger Parallelfall zu der Organogenese bei Mollusken, nur mit dem Unterschiede, daß sich die direkte Entwicklung bei den Vertebraten nur auf Teile der Organe beschränkt.

Es hat mich seit langem interessiert zu erfahren, in welchem Ausmaße die genannten Organe aus Keimblättern oder direkt entstünden. Diese Frage ist in vorzüglicher Weise jüngst von HOLMDAHL bearbeitet worden.

Holmdahl unterscheidet, zunächst bei den Vögeln und Säugetieren, eine primäre und eine sekundäre Entwicklung: Bei der ersteren gehen die Organe aus Keimblättern hervor, bei der letzteren entwickeln sie sich »ohne erst durch das Keimblattstadium zu passieren«. Durch Beobachtung und Experiment findet dieser Forscher die Grenze zwischen beiden Körperzonen »zumindest in gleicher Höhe mit den oberen lumbalen Segmenten, in bezug auf den Menschen bedeutend höher, mit Gewißheit oberhalb der lumbalen Segmente«. Ein großer Teil der Körperorgane entwickelt sich also direkt aus undifferenziertem, nicht in Keimblätter zerlegtem Material — die Rolle der Keimblätter für die Embryobildung wird durch diese wichtige Grenzbestimmung erheblich eingeschränkt. Ja, Holmdahl geht noch weiter und hebt hervor, daß auch im Bereich der primären Entwicklung ein kleiner mittlerer Teil des Neuralrohres, die Chorda und ein kleiner Teil des primären Darmes aus indifferenter Zellmasse hervorgehe. Ich muß es mir hier versagen, auf die interessante Arbeit näher einzugehen, möchte nur bemerken, daß diese letztere Auffassung, besonders was Chorda und Darm betrifft, damit zusammenhängt, wie man den »Urdarmstrang«, den Holmdahl noch mit dem alten nichtssagenden Namen Kopffortsatz bezeichnet, bewerten will; darin kann ich dem schwedischen Autor nicht folgen.

Auch die Entwicklung von Blut und Gefäßen muß hier nochmals berührt werden. Wir hatten diese oben als hybride Organe bezeichnet, da sie teils aus dem Mesoderm, teils aus dem Entoderm entstehen. Nun ist die direkte Differenzierung aus dem inneren Keimblatt auch nur als eine Umgehung der Bildung des mittleren aufzufassen, das sich an den betreffenden Stellen noch nicht vom inneren Blatt abgespalten hatte. Letzteres wäre in diesem Stadium daher noch nicht als reines Entoderm, sondern als noch undifferenziertes Keimmaterial, das noch das Mesoderm in sich schlösse, aufzufassen. Der Entoblast ist nach Rückert der gemeinsame Mutterboden aller Blutanlagen, die entweder direkt oder vermittels der Zwischenstufe des Mesoderms aus ihm entstehen. Dasselbe gilt für die erste Anlage des Herzens, von der Mollier schreibt: »Ob an der Lieferung der ersten Herzgefäßzellen sich bloß das Mesoderm oder das Entoderm oder beide Keimblätter beteiligen, hängt bei Amnioten und vielleicht auch bei Amphibien davon ab, um welche Zeit und auf welche Weise die Bildung des Kopfmesoderms erfolgt«.

Es geht aus diesem Abschnitt also hervor, daß die Keimblätter keine für die normale Entwicklung notwendige Durchgangsstadien darstellen, sondern daß Organe auch entstehen können, ohne

ein Keimblasttstadium durchlaufen zu haben. Wir werden bei der Besprechung der Erhaltungsfunktion der Keimblätter nochmals auf diesen Punkt zurückzukommen haben.

C. Die Unabhängigkeit der Entwicklungsstufen voneinander.

Aus den in den vorstehenden Zeilen niedergelegten Tatsachen können wir, wie schon an einigen Stellen erwähnt wurde, eine weitgehende Selbständigkeit der endgültigen Gewebe, Zellen und Organe in genetischer Hinsicht, mit anderen Worten eine Unabhängigkeit von den Keimblättern erkennen, die den früher angenommenen genetischen Zusammenhang in empfindlicher Weise stört; verschiedene Keimblätter können völlig gleiche Gebilde liefern, das gleiche Keimblatt verschiedene Derivate erzeugen, überall ist die Annahme von der Spezifität der Keimblätter durchbrochen.

Diese Erscheinung bildet einen speziellen Fall für die in meinem Buche »Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte« aufgestellte Regel von der Unabhängigkeit der Entwicklungsstufen voneinander.

Ich habe dort schon diese Selbständigkeit der drei großen Entwicklungsphasen der Furchung, der Keimblätterbildung und der Organentwicklung hervorgehoben. So ist die Furchung von der Keimblattbildung unabhängig: »Auch die bestausgearbeitete Determination des Eies, wie sie z. B. CONKLIN bei der Ascidie Cynthia beschrieb, zerlegt das Ei nicht in Zellen, von denen jede ein bestimmtes Keimblatt oder Gewebe zu liefern hat, sondern deren jede eine bestimmte Körperregion aus sich hervorgehen läßt und das Material für mehrere Keimblätter enthält«. Die Unabhängigkeit der Keimblattbildung von der Furchung zeigt sich auch darin, daß sie zeitlich nicht streng aufeinander zu folgen brauchen, sondern sich durchdringen können. KORSCHELT und HEIDER haben Unrecht, wenn sie schreiben, daß die Endstadien der Morula und Blastula zwischen Furchung und Keimblätterbildung lägen; die Furchung kann noch während späterer Entwicklungsstadien weiter gehen. Dasselbe gilt für die Beziehungen zwischen Keimblättern und Organen: Die Grenzen der Keimblätter haben keinen Einfluß auf die Grenzen der Organe, auch Keimblatt und Organe sind also in gewissem Sinne unabhängig voneinander. Dies zeigt sich schon in der schon einmal erwähnten Durchwachsung der einzelnen Keimblattabkömmlinge, bei der mesodermales Bindegewebe in ektodermale oder entodermale Organe eindringt. Auch die einzelnen Perioden der Organbildung zeigen eine gewisse Selbständigkeit und Unabhängigkeit voneinander. So besitzt das Gesicht eines

30 Tage alten menschlichen Embryo ein ganz charakteristisches Aussehen, indem sich um den breiten Mund die Gesichtsfortsätze vorwulsten. Dieses Relief gleicht sich aber später aus und macht dem endgültigen Platz, das keine Beziehung zu den Grenzen der früheren Gesichtsfortsätze mehr erkennen läßt. Auch die Gesichtsknochen berücksichtigen diese früheren Grenzen nicht und legen sich eventuell am Bereich mehrerer Gesichtsfortsätze an.

Diese Regel von der Unabhängigkeit der Entwicklungsstufen voneinander hat noch keine Beachtung und Zustimmung gefunden. Ja, Gläsner weist sie in seiner sehr tendenziös gehaltenen Besprechung meines Buches in den »Naturwissenschaften« sehr scharf zurück. Der betreffende Absatz lautet: »Einigermaßen befremdlich erscheinen dem Referenten die Auslassungen des Verfassers über die angebliche »Unabhängigkeit der Entwicklungsstufen voneinander«. — In mühevoller Arbeit ist die moderne Entwicklungsforschung bemüht, das einzelne Stadium der Entwicklung aus dem vorausgegangenen abzuleiten. In umfangreichen, scharfsinnig durchgeführten Untersuchungen hat sie die kausale Verknüpfung der jüngsten Entwicklungsphasen aufzudecken vermocht. Gegen diesen Teil der Peterschen Deduktionen muß daher um so energischer Einspruch erhoben werden, als er sie zum Teil mit unrichtigen Behauptungen stützt. Was soll man z. B. zu dem Satz sagen: ‚Jeder Teil des Embryo ist schon (bei der Furchung) an der Stelle befindlich, die er später einnehmen wird'?!«

Mit allgemeinen Redensarten ist den Tatsachen nicht Abbruch zu tun. Ich habe die Regel von einer Reihe bekannter Tatsachen abgeleitet, die den verschiedensten Stadien und Entwicklungsvorgängen entnommen sind und sich beliebig vermehren lassen. Wer sie widerlegen will, muß die Befunde oder ihre Deutung als falsch nachweisen. Keines von beiden hat Gläsner auch nur in einem einzigen Beispiel versucht. Wenn ihm die neue Regel nicht zu seinen Anschauungen passen will, so muß er eben suchen, wie beides in Einklang zu bringen ist. Ein Einspruch ohne Beweis richtet sich selbst. Als einziges Beweismaterial reißt der Referent einen Satz aus seiner Umgebung heraus, der an seiner Stelle wohl berechtigt ist, losgelöst von dem Abschnitt und so verallgemeinert aber natürlich grotesk wirkt.

Hätte Gläsner die ihm unsympathische Regel nicht einfach ohne Grund abgelehnt, sondern ein wenig über ihre Beziehungen zur Abhängigkeit der Entwicklungsstufen voneinander nachgedacht, so würde er erkannt haben, daß beide Prinzipien einander gar nicht widersprechen, sondern gut nebeneinander bestehen können. Er ist wieder in den von

mir öfters gerügten Irrtum verfallen, die kausale Frage als die einzige berechtigte hinzustellen und jede Hervorhebung eines anderen Gesichtspunktes als einen Angriff auf die Alleinherrschaft der kausalen Forschung zu empfinden und von vornherein abzulehnen. Die kausale Verknüpfung zwischen den Perioden der Furchung und der Keimblattbildung bleibt unangetastet stehen, selbst wenn sich bei einigen Formen gezeigt hat, daß die Furchung auch während der Gastrulation noch weiter läuft. Denn selbstverständlich muß erst ein Teil des Eies in Blastomeren zerlegt sein, ehe sich ein Keimblatt differenzieren kann, aber es braucht zu diesem Zeitpunkt noch nicht das ganze Ei zerklüftet, die Furchung noch nicht beendet zu sein (Gymnophionen). Insofern greifen die beiden Perioden ineinander, eine folgt nicht auf die abgeschlossene andere, sondern jede arbeitet gewissermaßen unabhängig von der anderen. Ebenso folgt natürlich kausal die Bildung des endgültigen Gesichts auf das embryonale Stadium der Gesichtsfortsätze und läuft in falsche Bahnen, wenn diese sich nicht normal verhalten. Aber diese kausale Verknüpfung hindert doch nicht, daß die Grenzen der einzelnen Gebilde des Gesichts, z. B. des Zwischenkiefers, nicht mit den Grenzen zwischen den Gesichtswülsten zusammenfallen. In diesem Punkte bewahrt eben jedes Stadium seine Selbständigkeit, seine Unabhängigkeit von anderen Phasen.

In gleicher Weise ließe sich an jedem Beispiel dartun, daß in einer Beziehung Abhängigkeit, in anderer Unabhängigkeit besteht, und es ist unlogisch, wenn GLÄSNER die in Rede stehende Regel zurückweist, weil sie sich nicht mit der kausalen Anschauung vertrüge; beides, Abhängigkeit und Selbständigkeit kommt nebeneinander vor. Auch mit HIS' Prinzipien der »organbildenden Keimbezirke« und der »durchgehenden Grenzmarken« verträgt sich unsere Regel. Es handelt sich eben um ein neues Prinzip, das in vielen Fällen verwirklicht ist, während in anderen andere wie die von HIS betonten oder eine kausale Abhängigkeit, eine Korrelation in Geltung treten. Wir lesen diese Entwicklungsregeln aus den Tatsachen heraus und müssen uns nur davor hüten, eine derselben über ihren Anwendungsbereich hinaus hervorzuheben oder gar als allein gültig hinzustellen. Über das Verhältnis dieser Prinzipien zueinander und ihre Rolle bei der Entwicklung vielleicht später einmal etwas weiteres.

Fassen wir die Hauptergebnisse dieses ganzen ersten Abschnittes zusammen, so können wir folgende Sätze aufstellen:

1. Die Lehre von der Spezifität der Keimblätter läßt sich in keiner Weise mehr aufrecht erhalten, weder in histogenetischer,

noch in zytogenetischer, noch in organogenetischer Hinsicht. Die einzelnen Keimblätter sind also keine entwicklungsgeschichtlich streng umrissenen Gebilde.

2. Die Keimblätter bilden kein notwendiges Durchgangsstadium für die Entwicklung der Organe. Es können sich Organe direkt aus noch nicht in Keimblätter zerlegten Keimmaterial herausdifferenzieren, ja die Keimblattbildung kann eventuell ganz umgangen werden.

II. Erhaltungsfunktion der Keimblätter.

A. Die besondere Aufgabe der Keimblätter.

Durch diese Sätze erleiden die Keimblätter an Wert erhebliche Einbuße. Ihre prospektive Bedeutung oder Potenz wird durch sie natürlich nur insofern berührt, als diese immer komplizierter gestaltet und schwerer zu formulieren ist, eine Erklärung für ihr Fehlen oder Vorhandensein vermag sie, wie bereits eingangs hervorgehoben, nicht zu geben. Die entwicklungsgeschichtliche Leistung kann nicht die einzige Aufgabe der Keimblätter darstellen, sie müssen noch eine andere Bedeutung haben, die für ihr Erhaltenbleiben in der Phylogenese verantwortlich zu machen ist. Und die erblicke ich in der »Erhaltungsfunktion«, die Roux der erstgenannten »Gestaltungsfunktion« gegenüberstellt. Ich möchte den sich entwickelnden Keim, wie den Embryo oder die Larve auch als im Kampf ums Dasein ringendes Lebewesen auffassen, das auch für die eigene Erhaltung zu sorgen hat.

Ich habe früher schon den Unterschied zwischen den Lebensaufgaben des geschlechtsreifen Tieres und denen seiner Entwicklungsstufen dahin präzisiert, daß ersterem Tier die Funktionen obliegen, für die Erhaltung der Art und die des Individuums zu sorgen, während das in der Entwicklung befindliche Individuun den fertigen Organismus herauszubilden und das Individuum zu erhalten hat. Während die erstere Aufgabe, die Gestaltungsfunktion, stets hervorgehoben worden ist — sie fällt besonders ins Auge, da der Keim eben unter dem Gesichtswinkel des Unfertigen, des Werdenden betrachtet zu werden pflegt —, ist die Erhaltungsfunktion stets zu wenig beachtet worden. Ihr habe ich in meinem Buche daher einen längeren Abschnitt gewidmet, in dem ich diese von leicht wahrnehmbaren Fällen zu schwer verständlichen fortschreitend dem Leser näher zu bringen versuchte. Die Wichtigkeit dieser Aufgabe zwingt mich hier, diesen Gang in aller Kürze zu wiederholen.



Leicht verständlich sind in ihrer Erhaltungsfunktion die larvalen Organe (Raupenfüße, Kiemen der Froschlarven), die, da sie nur während des Larvenlebens vorhanden sind, ohne weiteres als Anpassungen an diese Lebens- und Entwicklungsperiode und daher als mit dieser Aufgabe, das Individuum zu erhalten, betraut aufgefaßt werden. Das gleiche gilt für die embryonalen Neuerwerbungen, wie Dottersack und Eihäute. Dagegen ist es schwerer, diese Funktion bei altererbten, besonders aber bei sich während der Embryogenese sich rückbildenden Organe nachzuweisen. Doch gelang es mir auch, bei mehreren dieser Gebilde, beim Knorpelskelett, der Chorda dorsalis, eine Erhaltungsfunktion zu erkennen. Bei einigen Anlagen — dem Nervenrohr, der Pankreasknospe — kennen wir eine solche Aufgabe noch nicht; sie wären auch durch ihre entwicklungsgeschichtliche Bedeutung in ihrer Existenz erklärt, doch möchte ich auch hier vermuten, daß ihnen eine hormonale Beeinflussung des Entwicklungsvorganges, der diesen in den normalen Bahnen erhält, zukommt, daß sie in irgendeiner Weise auch für die Erhaltung des Individuum zu sorgen haben.

Welche von den beiden Aufgaben des Embryo die wichtigere ist, das ist müßig zu erörtern. Korschelt und Heider betrachten zwar als die »hervorragendste Leistung eines Keimteiles« seine entwicklungsgeschichtliche Leistung, also seine Gestaltungsfunktion, obwohl sie gerade für die Keimblätter auch ihre Erhaltungsfunktion erörtern. Ich meine, diese Auffassung vergißt ganz, daß der Keim sofort zugrunde geht und die »entwicklungsgeschichtliche Leistung« nicht mehr in Tätigkeit treten kann, sobald das Embryo sich nicht mehr erhalten kann, sobald seine Erhaltungsfunktion leidet. Umgekehrt kann natürlich, wenn allein letztere in Wirkung tritt und die Gestaltungsfunktion sistiert, kein Endstadium erreicht werden, wie die überlang lebenden Amphibienlarven lehren.

So sind Gestaltungsfunktion und Erhaltungsfunktion gleichwertig und einander ebenbürtig.

Welches ist nun die Erhaltungsfunktion der Keimblätter?

Die oben aufgestellte Regel von der Unabhängigkeit der Entwicklungsstufen voneinander findet ihre Erklärung in den verschiedenen Aufgaben, die den einzelnen Perioden zukommen. Während der ersten Zerklüftung des Eies soll der Keim erstmalig in eine Reihe von Teilstücken zerlegt werden, die einzelne Körperregionen aus sich hervorgehen lassen. Die Blastomeren brauchen sich noch nicht funktionell voneinander zu unterscheiden, der kleine Keim kann noch mit allen seinen gleichmäßig tätigen Zellen existieren. Innerhalb einer Morula, einer Blastula brauchen

weder zur Ernährung, noch zur Bewegung oder Reizperzeption besondere Elemente ausgebildet zu werden. Mit der Größenzunahme des Keimlings entsteht aber die Notwendigkeit einer Differenzierung in verschiedenwertige Zellen, einer Arbeitsteilung: der Keim braucht nach außen hin einen gewissen Schutz, braucht Zellen, die es sich besonders zur Aufgabe machen, das Nährmaterial zu besorgen, und braucht mit weiterer Massenentwicklung ein stützendes Gerüst. Da diese drei Primitivaufgaben für alle Körpergegenden gelten, so ergibt sich daraus die Forderung, das gesamte oder den größten Teil des Blastomerenmaterials nach diesem Grundsätzen zu zerlegen, und so resultiert das Embryo mit seinen zwei oder später drei Keimblättern.

So bildet sich ein schützendes, eventuell bewegendes und reizaufnehmendes Ektoderm, eine Nahrung zubereitendes Entoderm und ein stützendes gefäßführendes Mesoderm. Mit diesen drei Primitivorganen ist der Embryo, lebe er frei oder im Mutterleib, ein seiner Umgebung voll angepaßtes Lebewesen, das ebenso sein Eigenleben führt, wie eine freie Larve oder ein fertiger Organismus.

Im einzelnen lassen sich diese Funktionen der Zellen nicht angeben; KORSCHELT und HEIDER haben vollkommen Recht, wenn sie schreiben: »Wir wissen über die Funktionen der Keimblätter eigentlich wenig bestimmtes und wissen nichts über den Zeitpunkt, in welchem diese Funktionen zur Betätigung kommen oder in welchem eine schärfere Lokalisierung dieser ursprünglich allen protoplasmatischen Teilen des Keimes zuzuerkennenden Funktionen stattfindet«. Es wäre eine höchst lohnende Aufgabe, diese Biologie der Keimblätter in Angriff zu nehmen. Aber auch bevor wir über diesen Gegenstand genau Bescheid wissen, kann und muß man mit derartigen Vorstellungen rechnen, um zu einem besseren Verständnis der Keimblätter zu gelangen.

Diese Betrachtungsweise der Keimblätter kann uns auch über einen anderen wichtigen, aber in seiner großen Bedeutung noch nicht genügend beachteten Tatsachenkomplex aufklären.

Oben wurde ausgeführt, daß nicht bei allen Tieren der ganze Embryo in Keimblätter zerlegt wird, daß neben dieser primären auch noch eine sekundäre Entwicklung (HOLMDAHL) vorkommt, bei der die Organe sich direkt aus einer indifferenten Zellmasse herausdifferenzieren. Weshalb entstehen einige Organe oder Teile von ihnen direkt aus einer undifferenzierten Zellmasse, andere nicht? Man muß annehmen, daß die Funktionen, die den Keimblättern zufallen, für den Teil des Keimes, der direkt Organe herausbildet, nicht notwendig sind. Es lohnt sich, dieser Idee im einzelnen nachzugehen.

Die indifferente Zellmasse der »sekundären Entwicklung« ist bei den Embryonen der verschiedenen Wirbeltierklassen sehr verschieden groß, nicht bezogen auf den Teil des Körpers des erwachsenen Tieres, der von ihr geliefert wird, sondern auf ihre Ausdehnung bei den Embryonen selbst, und nach unserer Anschauung müßte die Tätigkeit der Keimblätter für das Individuum um so wichtiger sein, je kleiner der Bezirk der indifferenten Entwicklung ist. Sehen wir zu, wie sich dies bei einigen Tierklassen verhält.

Beim Amphioxus wird die ganze Larve in Keimblätter gespalten. Damit stimmt gut überein, daß sich diese schon in frühesten Stadien im Meere bewegen und sich ernähren muß. Sie darf gewissermaßen nicht den Ballast einer indifferenten Zellmasse, die zur Erhaltung der Larve nichts beiträgt, mit sich herumschleppen, ihr ganzer Körper zerlegt sich daher in die im obigen Sinne funktionierenden Primitivorgane.

Auch beim Frosch nimmt der undifferezierte Bezirk der sekundären Entwicklung, die Anlage der Schwanzknospe, nur einen ganz kleinen Teil des Körpers ein, fast der ganze Embryo besteht aus Keimblättern und Organen. Auch der Keim des Frosches muß sich schon innerhalb der Eihüllen bewegen und bald ein freies Leben führen. So erklärt sich die geringe Masse der Schwanzknospe aus der Notwendigkeit einer ausgedehnten Tätigkeit und daher überwiegenden Ausdehnung der Keimblätter.

Bei Vögeln und Säugetieren dagegen bildet der Primitivstreifen (besser Urmundstreifen), der direkt Organe entstehen läßt, anfangs die einzige Differenzierung der Keimscheibe; später übertrifft seine Längenausdehnung die des eigentlichen in Keimblättern gespaltenen Embryo, und erst im Verlaufe der weiteren Entwicklung nimmt er relativ und absolut an Länge ab. Bei diesen sich im Ei oder im Mutterleib geschützt entwickelnden Embryonen fehlt die Notwendigkeit eines bewegenden und schützenden Primitivorgans, daher kann der Keimblattbezirk immer mehr zusammenschrumpfen und das Medullarrohr zum großen Teil direkt aus dem undifferenzierten Urmundstreifen hervorgehen. Anders verhält es sich freilich mit der Ernährung des Keimes. Dieser bedarf sehr bald der Zufuhr von Nährstoffen und deshalb muß sich schon frühe ein Entoblast anlegen, der mit dieser Aufgabe betraut ist. So finden wir denn auch anfangs frei unter dem Keim, auch unter dem Gebiet des Urmundstreifens ein abgespaltenes Entoderm; der Urmundstreifen enthält zu dieser Zeit also eigentlich nur das Material für das äußere und das mittlere Keimblatt.

Wir sehen, in welch wechselnder Weise sich die Zerlegung des Keimes in Keimblätter vollzieht, stets in Abhängigkeit von deren Funktion. Soweit und wo ein Keimblatt nötig ist, spaltet es sich ab, wo es nicht nötig ist, unterbleibt diese Trennung in Blätter.

Dieser Gedankengang läßt sich noch weiter ausspinnen. Bei den Säugetieren entsteht in frühesten Zeiten der Trophoblast, dessen nahrungsspendende Tätigkeit schon in seinem Namen ausgedrückt ist. Das kleine Säugerei muß sich schon sehr frühe von außen Nährstoffe besorgen. Daher spaltet sich schon während der Furchung die äußere Zellage ab und wird zum Trophoblast. Er wird zum Ektoderm gerechnet; aber, wenn man auch annehmen muß, daß sich sein Zellmaterial aus dem Ektoblast der Nichtsäuger entwickelt hat, so ist er doch meines Erachtens eine Bildung sui generis, die lange vor der Zerlegung des Keimes in Keimblätter entsteht: so wird aus physiologischen Bedürfnissen ein Organ geliefert, das mit den Keimblättern gar nichts zu tun hat.

Auch dieses Beispiel lehrt, daß das Keimblatt keine überall in der Entwicklung notwendige Erscheinung ist; seine Rolle ist, um es hier nochmals zu wiederholen, beschränkt auf die Embryonalbezirke, die seiner bedürfen.

B. Die Keimblätter als embryonale Organe.

Wir fassen also die Keimblätter als embryonale Organe auf, die eine Zeitlang ihre Funktionen ausüben und, wenn sie ihre Rolle ausgespielt haben, verschwinden. Den übrigen embryonalen Organen gleichen sie nicht nur in Hinsicht auf ihre Funktionen, sondern auch in anderen Punkten, so in der Verwertung ihres Zellmaterials. Dies sei hier noch kurz ausgeführt.

Nur selten geht bei der Rückbildung embryonaler Organe Material zugrunde, wie es z. B. bei den Eihäuten des Hühnchens der Fall ist, die beim Auskriechen in der Schale des Eies zurückbleiben. Meist schwinden sie unter Involution, wobei ihre Substanz noch zum Aufbau des Tieres Verwendung finden kann. Das beste Beispiel für einen völligen Umbau der Larvenmasse zu der des geschlechtsreifen Tieres liefern die Puppen der Insekten mit vollständiger Metamorphose. Aus dem Reiche der Wirbeltiere will ich nur die von Barfurth genau verfolgte Rückbildung des Froschlarvenschwanzes erwähnen. Auch dieses embryonale Organ wird nicht, wie man früher glaubte, einfach abgeworfen, sondern es schrumpft ein und sein Material wird weiter verwendet. »Das letzte Ziel aller dieser Vorgänge ist Verflüssigung des zerfallenden Zellmaterials, Überführung in die Lymph- und Blutbahnen und Verbrauch desselben

zum Aufbau anderer, für das fertige Tier notwendiger Organe und Gewebe.« Andere embryonale Organe, wie die Schlundtaschen oder die Urniere, werden nicht indirekt durch Aufsaugung dem Körper nutzbar gemacht, sondern gehen zum Teil direkt in die Organe des fertigen Tieres über, jene in endokrine Drüsen, diese in den Geschlechtsapparat. Und dieses letzte Beispiel bildet eine vollständige Parallele zu unseren Keimblättern. Wie die Urniere den Nebenhoden liefert, so liefern die Keimblätter ihre Organe, ohne daß Material von ihnen verloren ginge. So fremdartig es klingen mag, man kann doch hier von einer Involution während der Ontogenese reden: Die Keimblätter bilden sich, wenn und soweit eine funktionelle Zerlegung des Keimes notwendig ist, bleiben bestehen, solange diese embryonalen Funktionen ablaufen, und gehen zugrunde, wenn mit der Weiterentwicklung des Keimes andere Organe ihre Leistungen übernehmen.

Und diese besonderen Aufgaben sind es auch, die das Erhaltenbleiben der Keimblätter im Embryo — sei es ganz oder teilweise — erklären, und die die Ursache für ihre Unabhängigkeit von der Furchung einerseits und der Organentwicklung anderseits darstellt. Weiterhin kann uns diese Unabhängigkeit auch ein Verständnis dafür geben, daß die Keimblätter eine gewisse Gleichgültigkeit den Geweben, Zellen und Organen des fertigen Tieres gegenüber zeigen und keinerlei histogenetische, zytogenetische oder organogenetische Spezifität erkennen lassen.

Bestimmung des Begriffes Keimblatt.

Können wir nun durch unsere Betrachtungen zu einer befriedigenden Definition des Begriffs »Keimblatt« gelangen?

Korschelt und Heiders Begriffsbestimmung, ein Keimblatt ist ein »abgegrenztes Zellaggregat, das bei normaler Entwicklung einer bestimmten Körperschicht den Ursprung gibt«, können wir nicht annehmen, da die prospektive Bedeutung, mit der sich ja immer die Spezifität der Keimblätter verquickt, aus der Definition wegbleiben muß. Man müßte gerade »die bestimmte Körperschicht«, die beim Maulwurf etwas anderes liefert als beim Kaninchen, noch anderes beim Schwein und Meerschweinchen, für jede Art als verschiedenartig annehmen. Veit will die Keimblätter als rein morphologische Begriffe aufgefaßt wissen, ich meine, man darf das biologische Moment doch nicht ganz ausschließen. Ich halte die Keimblätter für die Primitivorgane des Embryo, in die sich der in Blastomeren zerklüftete Keim zerlegen kann, die für die Erhaltung des Embryo sorgen und Gewebe und Organe herauszubilden haben, ohne daß sich überall ein genetischer Zusammenhang zwischen einem be-

stimmten Organ oder Gewebe und einem bestimmten Blastoderm feststellen ließe. Oder in kürzerer Fassung: ein Keimblatt ist ein morphologisch und physiologisch selbständiges Primitivorgan.

Durch diese Begriffsbestimmung wird die prospektive Potenz oder Bedeutung nicht berührt, und dem anfangs scharf eingeengten Begriff, der durch die neueren Forschungen verwässert wurde, wieder eine etwas festere Form gegeben.

Ebensowenig beeinträchtigt diese Definition die historische Bedeutung der Keimblätter. Sie sind wie viele andere embryonale Organe von den Vorfahren übernommen worden und haben sich so weit erhalten, als es für die Entwicklung der Art zweckmäßig war. Cenogenetische Einflüsse haben ihre Ausbreitung und damit ihre ursprüngliche Bedeutung erheblich verändert und abgeschwächt.

Ausblick auf die Homologiefrage.

Es bietet sich hier anhangsweise die Gelegenheit, die Frage nach der Homologie der Keimblätter und der Organe zu erörtern.

Zu einer besonderen Mitteilung habe ich diesen Begriff präzisiert wie folgt: »Homolog sind Gebilde, deren Anlagen nach Herkunft, Bau und Lagebeziehungen gleich sind und die von gemeinsamer Abstammung sind.«

Ich habe also die prospektive Potenz und Bedeutung völlig aus dem Begriff Homologie verbannt. Dies ist uns hier von Nutzen, und wir können die Keimblätter — ich beschränke mich auf die Wirbeltiere —, obgleich sie bei verschiedenen Tieren sich in verschiedenem Grade an der Bildung der Organe beteiligen, als homolog ansehen.

Schwieriger ist dies bei einigen Organen. Brähm steht auf dem Standpunkt, daß »eine wahre Homologie zweier Organe nur dann besteht, wenn diese Organe sich aus gleichen Keimblättern entwickelt haben«. Er betont also, wie ich, die gleiche Anlage.

Wie steht es dann mit der Thymus, die, wie wir gesehen haben, beim Maulwurf ektodermaler, bei anderen Säugetieren entodermaler, bei Schwein und Meerschweinchen gemischter Natur ist? Sind diese Organe, die in ihrem Bau aufs feinste übereinstimmen, homolog? Da wir, wie Brähm, den gleichen Ursprung in unsere Definition aufgenommen haben, so können wir die Thymus des Kaninchens und des Maulwurfs, ja selbst die einzelnen Teile des Organs bei Schwein und Meerschweinchen nicht als homolog betrachten, so eigenartig es klingen mag. Es sind auch keine parallele Bildungen, die sich unabhängig voneinander, aber von homologen Gebilden ausgehend, entwickeln, sondern analoge Organe.

8*



Neuerdings hat JACOBSHAGEN, die Abstammung der Organe ganz beiseite lassend, eine rein morphologische Begriffsbestimmung der Homologie gegeben. Sie lautet: »Organe, die in einem Bauplan oder dessen Grundformteilen denselben Bestandteil verkörpern, nennen wir, unbekümmert um etwaige Form- und Funktionsunterschiede, homolog«. Doch auch dies bringt uns nicht vorwärts, denn der Autor schreibt weiter: »Gewöhnlich sind Homologa als ‚derselbe Bestandteil in einem Bauplan' schon in den ersten Anlagen zu erkennen«, und räumt damit wie ich der Anlage eines Organs eine führende Stellung ein. Die Frage nach der Homologie der Säugerthymus bleibt also auch nach dieser Definition unklar. Die verschiedene Anlage dieser Organe macht JACOBSHAGEN selbst stutzig und läßt ihn angeben, daß »die Homologie des Säugerthymus vielleicht noch nicht über jeden Zweifel hinaus gesichert ist«.

In dieser Beziehung bietet demnach JACOBSHAGENs Definition keinen Vorteil. Ich sehe mich aber auch im übrigen nicht gezwungen, meine Begriffsbestimmung zu revidieren. Denn die Einbeziehung der gemeinsamen Abstammung, die ich für notwendig halte, gestattet die homologen von den parallelen Organen zu trennen, JACOBSHAGEN faßt beide unter einem Begriff zusammen. Er muß also erst einen besonderen Namen schaffen, um die nach ihm »homologen« Organe gleicher Abstammung von denen verschiedener Abstammung zu unterscheiden, denn eine prinzipielle Differenz besteht zwischen meinen homologen und den parallelen Gebilden. Es kommt ja weniger auf die Bezeichnungen, als auf die Begriffe an, aber man muß sich darüber klar sein, wie die verschiedenen Autoren die Bezeichnungen verwenden. Ich kann, da der Ausdruck »parallele Organe« sich eingebürgert hat, in JACOBSHAGENs Definition keinen Vorteil erblicken. Das ändert nichts daran, daß ich seine sonstigen Ausführungen über Homologie, besonders in der jüngst erschienenen allgemeinen Formenlehre, für sehr wichtig und interessant halte.

Zusammenfassung.

Das Hauptergebnis unserer Betrachtungen läßt sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Die Keimblätter haben als embryonale Organe eine doppelte Aufgabe: einmal den fertigen Organismus herauszubilden (Gestaltungsfunktion) und dann das Individuum zu erhalten (Erhaltungsfunktion).

2. Gestaltungsfunktion: Die Lehre von der Spezifität der Keimblätter ist weder in histogenetischer, noch in zytogenetischer, noch in organogenetischer Hinsicht aufrecht zu erhalten, weder im Bereich der prospektiven Bedeutung, noch in dem der prospektiven Potenz.

3. Die Keimblätter bilden kein notwendiges Durchgangsstadium für die Entwicklung der Organe, ihr Geltungsbereich ist beschränkt.

4. Erhaltungsfunktion. Jedes Keimblatt ist als embryonales Organ mit einer besonderen Leistung für das Leben des Keimes betraut.

5. Keimblätter spalten sich nur da ab, wo ihre Tätigkeit notwendig ist (primäre Entwicklung, HOLMDAHL); wo sie nicht nötig ist, entwickeln sich die Organe direkt aus einer nicht in Keimblätter zerlegten undifferenzierten Zellmasse (HOLMDAHLS sekundäre Entwicklung).

6. Die Ausdehnung der Zonen der primären und sekundären Entwicklung wechselt bei den Wirbeltieren je nach den Entwicklungsverhältnissen, die eine größere oder geringere Ausbreitung der Keimblätter benötigen.

7. Die Keimblätter gleichen auch in der Verwertung ihres Zellmaterials den übrigen embryonalen Organen.

8. Ein Keimblatt ist also ein morphologisch und physiologisch selbstständiges Primitivorgan.

Zusatz während der Korrektur. Zur S. 4 berührten Frage nach dem Entstehen von Mesenchym aus Ektoderm möchte ich aus einer mir nach Einsendung des Manuskripts durch die Freundlichkeit des Verfassers zugegangenen Arbeit von ADELMANN nachtragen, daß dieser Autor nach seinen Befunden an Rattenembryonen und seinen Deutungen der VEITschen Bilder nicht an eine ausgiebige Beteiligung des Ektoderms an die Mesenchymbildung glaubt. Er fühlt sich in Einverständnis mit KEIBEL, der auch daran zweifelt. KEIBEL stellt sich vor, daß, wenn Mesektoderm überhaupt vorkommen sollte, dessen Zellen »ihre nervöse Ausgestaltung wieder gewinnen und auch ihrerseits noch zum Aufbau des Nervensystems beitragen« könnten. Ich kann mich dieser Ansicht besonders nach dem Studium der DOHRNschen Abbildungen nicht anschließen, gebe aber natürlich zu, daß diese interessante Frage von grundsätzlicher Bedeutung exakte neue Untersuchungen nötig hat.

Schriftenverzeichnis.

ADELMANN, H. B., The development of the neural folds and cranial ganglia of the rat. Journ. Comp. Neur. V. 39. 1925.

BADERTSCHER, J. A., The Development of the thymus in the pig. Amer. Journ. of Anat. Vol. 17. 1915.

BARFURTH, D., Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die sogenannten Sarkoplasten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29. 1887.



BARFUTH, D., Regeneration und Transplantation in der Medizin. Samml. anat. u. phys. Vorträge von Gaupp u. Nagel. Bd. 1. 1910.

BRÄHM, Fr., Was ist ein Keimblatt? Biol. Zentralbl. 15. 1895.

DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XXII. Weitere Beiträge zur Beurteilung der Okzipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. Mitt. d. zool. Stat. Neapel. Bd. 15. 1902.

FLEISCHMANN, A., Über den Begriff »Gaumen«. Morphol. Jahrb. Bd. 41. 1910.

GLÄSNER., Besprechung des Buches von K. Peter: »Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte«. Die Naturwissenschaften. 1922.

GORONOWITSCH, N., Untersuchungen über die Entwicklung der sogenannten »Ganglienleisten« im Kopf der Vogelembryonen. Morphol. Jahrb. Bd. 20. 1893.

HIS, W., Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.

—— Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaften der Gewebe. Arch. f. Anat. 1901.

HOLMDAHL, D. E., Die erste Entwicklung des Körpers bei den Vögeln und Säugetieren. Morphol. Jahrb. Bd. 54 u. 55. 1925.

—— Experimentelle Untersuchungen über die Lage der Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung beim Huhn. Anat. Anz. Bd. 59. 1925.

JACOBSHAGEN, E., Begriff und Formen der morphologischen Homologie. Verh. d. anat. Ges. 1924.

—— Allgemeine vergleichende Formenlehre der Tiere. Leipzig, Klinkhardt. 1925

KASCHTSCHENKO, N., Zur Entwicklungsgeschichte der Selachierembryos. Anat. Anz. Bd. 3. 1888.

KORSCHELT und HEIDER, Lehrb. der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. 1910.

KEIBEL, F., Zum Kopfproblem. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. 1924.

MANGOLD, O., Transplantationsversuche zur Frage der Spezifität und der Bildung der Keimblätter. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 100. 1924.

PATZELT, V., Zellen, Gewebe, Fasern und die Spezifität der Keimblätter. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forschung. Bd. 3. 1925.

PETER, K., Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Berlin, Springer. 1920.

—— Betrachtungen über die Furchung und die Dotterverarbeitung bei den Wirbeltieren. Zeitschr. f. Anat. Bd. 63. 1922.

—— Über den Begriff »Homologie« und seine Anwendung in der Embryologie. Biol. Zentralbl. Bd. 42. 1922.

PLATT, J., Ontogenetische Differenzierung des Ektoderms in Necturus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894.

RABL, C., Über die Herkunft des Skelets. Verh. d. anat. Ges. 1894.

RABL, H., Das thyreo-thymische System des Maulwurfes und der Spitzmaus. Abschnitt II. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Math.-naturw. Kl. Abt. 3. Bd. 118. 1909.

Roux, W., Der züchtende Kampf der Teile im Organismus. Ges. Abhandl. Bd. 1. 1895.

Ruben, R., Zur Embryologie der Thymus und der Parathyreoidea beim Meerschweinchen. Anat. Anz. Bd. 39. 1911.

Rückert, J. und Mollier, S., Die erste Entstehung der Gefäße und des Blutes bei Wirbeltieren. Hertwigs Handb. d. vergl. Entwicklungsgesch. Bd. I, 1, 2. 1906.

Schaffer, J., Das thyreo-thymische System des Maulwurfes und der Spitzmaus. Abschnitt I. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Math.-naturw. Kl. Abt. 3, Bd. 117. 1909.

v. Szily, A., Histogenetische Untersuchungen. Anat. Heft. Bd. 33. 1907.

Veit, O., Die Lehre von der Spezifität der Keimblätter bei den Wirbeltieren. Naturw. Rundschau. 1912.

—— Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere. II. Frühstadien der Entwicklung des Kopfes von Lepidosteus osseus. Morphol. Jahrb. Bd. 53. 1924.

Vogt, W., Morphologische und physiologische Fragen der Primitiventwicklung, Versuche zu ihrer Lösung mittels vitaler Farbmarkierung. Sitzungber. d. morphol. Ges. München. XXXV. 1923.

Voit, M., Der Mesenchymbegriff und die Lehre von der Spezifität der Keimblätter. Deutsche med. Wochenschr. 1907.

Ziegler, H. E., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena, Fischer. 1902.

Zottermann, A., Die Schweinethymus als eine Thymus ecto-entodermalis. Anat. Anz. Bd. 38. 1911.

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Berlin.)

Das Beinskelet von Testudo nach Form zusammengesetzt.

Von

Hans Virchow,
Berlin.

Mit 8 Textfiguren.

(Eingegangen am 24. September 1925.)

Das durch starke Formalinlösung in Verbindung mit dem Becken steif gehärtete Hinterbein einer Testudo elephantopus forderte mich durch seine ausdrucksvolle Gestalt dazu auf, sein Skelet nach Form aufzustellen. Zu dem Eigenartigen tragen, wie jetzt, nachdem die Zusammensetzung gemacht ist, klar hervortritt, folgende Merkmale bei (Fig. 1 und 2):

1. Im Knie spitzwinklige Beugung.

2. Die Fibula liegt der lateralen Seite des Condylus lateralis femoris an.

3. Tibia und Fibula sind sowohl oben wie unten durch einen Abstand voneinander getrennt.

4. Der Astragalus ist in gerader Verlängerung des Unterschenkels nach unten an diesen angeschlossen wie ein dicker Sockel desselben.

5. Die distalen Tarsalien sind im medialen Abschnitt (zwischen Astragalus und dem 1. bis 3. distalen Tarsale) scharf abgeknickt, im lateralen Abschnitt (zwischen Fibulare und 4. und 5. distalen Tarsale) sanft abgedacht.

6. Die ersten Phalangen stehen in gerader Verlängerung der Metatarsalien.

7. Metatarsalien und erste Phalangen zusammen sind rechtwinklig zum Unterschenkel gestellt, d. h. wenn der Unterschenkel senkrecht gerichtet ist, liegen sie horizontal, parallel mit dem Boden.

8. Die zweiten Phalangen und damit die Klauen, sind rechtwinklig zu den ersten abgeknickt, also senkrecht gegen den Boden gewendet.

Diese Knickung ist an dem mit Weichteilen versehenen Fuß nicht gleich auffällig, weil sich an der Unterseite des Fußes ein dickes Sohlenpolster befindet, dessen Vorderseite die Klauen angeschmiegt sind. — Durch die starken, langen, senkrecht stehenden Klauen macht der Skeletfuß den Eindruck einer Harke.

9. Die vier Klauen stehen in einem schönen nach vorn konvexen Bogen, am weitesten vorn die zweite Klaue.

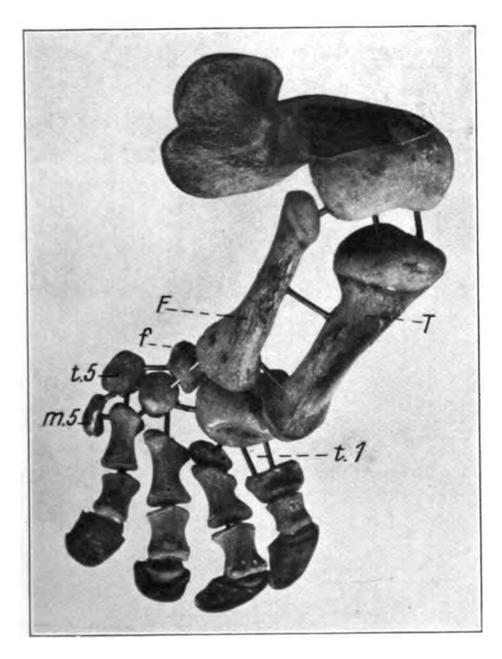


Fig. 1.

Rechtes Hinterbein von Testudo elephantopus, nach Form aufgestellt, von vorn. Das 1. und das 3. distale Tarsale fehlen an ihren Plätzen; das 3. ist an die Stelle des (fehlenden) Rudimentes des 5. Metatarsale geraten.

F Fibula, f Fibulare, m. 5 Drittes distales Tarsale, irrtümlicherweise an Stelle des fünften Metatarsale angebracht, T Tibia, t. 1 Lücke für das erste distale Tarsale, welches wegen Unsicherheit der Form nicht eingesetzt werden konnte. Auch an Stelle des dritten distalen Tarsale ist eine Lücke, t. 5 Fünftes distales Tarsale.

10. Wenn man Tibia und Fibula in eine frontale Ebene einstellt, so sind sämtliche vier Strahlen mit ihren vorderen Enden medianwärts gewendet, es entsteht also der Anschein einer Adduktion des Fußes.

Die soeben beschriebene Stellung ist in den Fig. 1 und 2 zur Anschauung gebracht worden. Diese Figuren weichen erheblich ab von den rein morphologischen Zwecken dienenden Abbildungen, wie sie sich bei Gegenbaur (vgl. Anatomie der Wirbeltiere, 1. Bd., Leipzig 1898,

Fig. 375 und 376) und C. K. Hoffmann (in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 6. Bd., 3. Abteilung: Schildkröten, Taf. 9, Fig. 12 und Taf. 12, Fig. 5 und 6) finden, und es ist nützlich, sich darüber klar zu werden, worin Vorteile und Nachteile jeder der beiden Sorten von Abbildungen bestehen: Abbildungen, bei denen alle Knochen in eine Ebene gebracht sind, haben den Vorteil daß sie alle in der Fläche des Papiers ohne Verkürzung dargestellt werden können, aber sie haben den Nachteil, daß die Brücke zum Verständnis der Haltung des Leben-

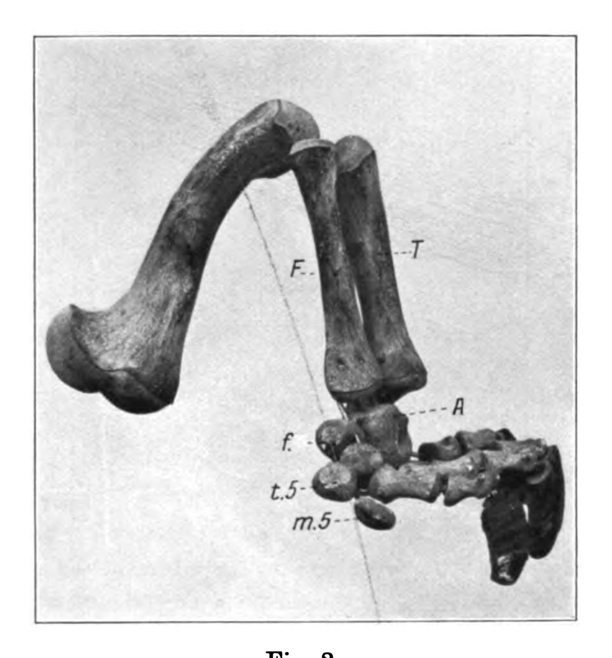


Fig. 2.

Das gleiche Präparat wie in Fig. 1 von der lateralen Seite.
A Astragalus, *F* Fibula, *f* Fibulare, *m. 5* Drittes distales Tarsale, irrtümlicherweise an Stelle des fünften Metatarsale angebracht, *T* Tibia, *t. 5* Fünftes distales Tarsale.

den abgebrochen ist; Abbildungen, bei denen die Knochen in einer mehr naturgemäßen Weise stehen, haben den Vorteil, als Grundlage für das Verständnis funktioneller Fragen dienen zu können, aber sie haben den Nachteil, daß manche Teile verkürzt zur Anschauung kommen, manche auch gar nicht, weil sie durch andere verdeckt werden, wie vor allem bei den für das Verständnis des Stützens so wichtigen Seitenansichten. In anderen Arbeiten habe ich gezeigt, daß man dem zuletzt erwähnten Übelstande dadurch entgehen kann, daß man das Skelet in Stücken zusammensetzt und die Stücke abbildet.

Herstellung des Präparates.

Die Herstellung des Präparates gestaltete sich schwierig, sowohl die Gewinnung der Form als auch die Zusammensetzung der Knochen in der Form, teils wegen der mehrfachen scharfen Knickungen, teils wegen der erheblichen Knorpelanteile, infolge deren, da der Knorpel bei der Mazeration wegfiel, die Knochen nur wenig Berührung mit den Lagern hatten. Als die Knochen ausmazeriert waren, lagen Femur, Tibia, Fibula, die Metatarsalien und Phalangen vollkommen gut und fest in der Form, die Unterbringung der Tarsalien dagegen schien zunächst so aussichtslos, daß die Arbeit mehrere Monate liegen blieb. Als ich endlich doch wieder daran ging, gelang es, Astragalus, Fibulare und den nach der lateralen Seite hinausgeschobenen Knochen, welchen GEGENBAUR für das 5. Metatarsale, C. K. HOFFMANN für das 5. distale Tarsale gehalten hat, sicher zu lagern. Nicht ganz glatt aber doch hinreichend ging es mit dem 2. und 4. distalen Tarsale, dagegen gar nicht mit dem 1. und 3. Das 1. wurde sogar von dem Diener, der mit der Arbeit betraut war, als Patella angesetzt, und das 3. erhielt seinen Platz an der Stelle des verloren gegangenen Rudimentes des 5. Metatarsale. Das 1. wurde, als ich mir das Präparat genauer ansah, von seinem widerrechtlich eingenommenen Platze entfernt, das 3. wurde belassen. Es blieb nichts übrig als die Lücken für das 1. und 3. Tarsale durch Stifte zu überbrücken, und es ergab sich, daß das Präparat trotz dieser morphologischen Defekte doch im Ausdruck nicht wesentlich gelitten hatte. Bei einem später bearbeiteten Bein von Testudo pardalis machten wir uns die schlechten Erfahrungen des ersten Falles zunutze, indem der Knorpel durch Schaben so weit entfernt wurde, daß hinreichend Form von den Knochen genommen werden konnte.

Schützstellung.

So sehr ich mich nun auch über das gelungene Präparat freute, so entstanden doch, als ich dasselbe öfters betrachtete und an das Becken anpaßte, Bedenken, ob die wiedergegebene Kombination irgendeiner Stellung oder Handlung des lebenden Tieres entspräche. Wie aus den einleitenden Worten hervorgeht, hatte ich die Stellung dem Beine nicht gegeben, sondern ich hatte sie genommen wie ich sie fand. Ich wäre auch, wenn mir jemand die Aufgabe gestellt hätte, das Skelet eines Schildkrötenbeines aufzustellen, ganz ratlos gewesen. Aus den Überlegungen, welche sich anschlossen, ergab sich eines, zu dem man auch ohne einen so mühsamen Umweg auf die einfachste Weise hätte gelangen können, nämlich eine Einsicht, die sich in die Worte kleiden läßt: »Die Schild-

kröte steht nicht!« Wenn sie einmal zu stehen scheint, so ist es in Wahrheit nur ein Haltmachen während des Gehens, um sich umzuschauen und zu »überlegen«. Warum sollte sie auch stehen? Wenn sie ruht, d. h. wenn sie sich nicht bewegt, so legt sie sich auf ihren Bauchschild, womit sie übrigens nichts anderes tut wie Eidechsen und Krokodile, die auch, wenn sie sich nicht bewegen, auf dem Bauche liegen. Die Hinterbeine einer solchen ruhenden Schildkröte sind meist unter den Schild gezogen, manchmal aber halb nach hinten, halb nach der Seite gestreckt, zuweilen mit der Dorsalseite nach unten, was einen höchst ataktischen Eindruck macht. Diese Beobachtung hat nur den einen Wert, uns erkennen zu lassen, daß die Schildkröte ihr Bein vollständig strecken kann, was sie übrigens auch tut, wenn sie sich über ein in ihrem Wege liegendes Hindernis, etwa eine andere Schildkröte, hinwegschiebt. Das Problem also, auf welches wir zuerst kommen würden, wenn wir das Beinskelet eines Menschen oder eines Säugetieres oder gar eines langbeinigen Vogels aufzustellen hätten, die Stellung des Stehenden, gibt es für die Schildkröte überhaupt nicht.

Es gibt aber doch auch für dieses Tier eine charakteristische, sogar sehr eigenartige Stellung, demgemäß eine würdige Aufgabe für die Aufstellung nach Form: die Schutz- oder Schützstellung. Sie ist an vorderen und hinteren Extremitäten verschieden. Fühlt sich die Schildkröte bedroht, so zieht sie Arme, Kopf und Hals, Beine und Schwanz ein und legt, um dem Angreifer keine Blöße zu bieten, die Vorderarme und die Füße in die gefährdeten Lücken des Panzers, und zwar die Vorderarme mit den Ulnarseiten nach vorn, so daß die Ellbogen in der Mittelebene vor der Nase zusammenkommen, wenn nicht gar sich überdecken, die Füße so, daß die Sohlen in den Lücken liegen. Daß dies die richtigen Haltungen sind, ersieht man aus der Verteilung der starken Hauthörner (knöcherne Kutiskegel mit starker Hornbekleidung), indem diese an den Vorderarmen entlang der Ulnarseite und an den Füßen am Sohlenrande angebracht sind. Es mag nicht angenehm sein, auf solchen Hauthörnern zu laufen, aber was tut man nicht für seine Sicherheit!

Ganz ebenso nun wie in der Verteilung der Hauthörner das funktionelle Moment entscheidend gewesen ist, könnte doch auch der Bau der Extremitäten dadurch beeinflußt sein, um es den letzteren zu ermöglichen, diese für die Erhaltung des Tieres so wichtige Schützstellung einzunehmen. Ich sage nur: »es könnte!« Ich habe über diese Angelegenheit keine feste Meinung gewonnen. Ich habe aber bei einer Testudo pardalis die rechte vordere und die rechte hintere Extremität in der Schützstellung im

Panzer festbinden und härten lassen. Die Aufstellung nach Form ist trotz einer Fülle von Schwierigkeiten gelungen, und das Präparat ist gerade jetzt fertig geworden. Die Haltung des Beines entspricht mit hinreichender Genauigkeit der unserer Fig. 1 und 2, nur ist die Knickung innerhalb des Tarsus noch stärker.

Nachdem wir durch die vorangegangenen Bemerkungen in nähere Beziehungen zu unserem Objekt, dem Schildkrötenbein, getreten sind, wende ich mich nun der Anatomie desselben zu und lenke die Aufmerksamkeit auf vier Punkte, die ebensowohl zu funktionellen wie zu morphologischen Fragen Beziehungen haben. 1. Knorpelreichtum, 2. wenig differenzierte, sozusagen infantile Gestalt der Knochen, 3. Dünne der Gelenkkapseln, 4. Spärlichkeit von Bändern.

A. Knorpelreichtum.

Es ist bekannt, daß verh. große Stücke des Skeletes der Schildkröte in knorpligem Zustande verharren. Am Bein fallen in dieser Hinsicht hauptsächlich die Tarsalien auf (nach meinen beiden Fällen bei Testudo elephantopus mehr wie bei Testudo pardalis). Da nun auch beim neugeborenen menschlichen Kinde der größte Teil des Karpus und des Tarsus noch knorplig ist, so liegt es nahe, an eine phylogenetische Beziehung, an ein Festhalten am Althergebrachten zu denken. Es stimmen aber nicht alle Abschnitte des Skeletes der Schildkröte in dieser Hinsicht überein. Vor allem sind diejenigen Abschnitte, welche an der Panzerbildung beteiligt sind, vollkommen knöchern. Am Bein zeichnen sich durch Vollständigkeit der Knochenbildung die Phalangen aus. Es scheinen also zwei Bestrebungen durcheinander zu gehen, eine phylogenetische und eine funktionelle, und in denjenigen Skeletstücken die Knochenbildung am meisten durchgeführt zu sein, welche derselben aus mechanischen Gründen am meisten bedürfen.

B. Knochenformen.

Besonders charakteristisch tritt die Indifferenz der Form bei der Fibula hervor: deren Schaft ist ausdruckslos zylindrisch, oben keulenförmig angeschwollen, unten noch stärker verdickt und mit flach konvexer Endfläche versehen. Man darf sich aber doch nicht bei dem geringschätzigen Urteil der Ausdruckslosigkeit beruhigen, sondern man muß grade umgekehrt dann, wenn die Zweckmäßigkeit der Formen nicht durch hohe Differenzierung unmittelbar in die Augen fällt, sie um so genauer betrachten, um sie zu begreifen, und dabei dreierlei beachten.

a) Gibt es doch auch an den Beinknochen der Schildkröten hoch spezialisierte Formen. Das sind wieder die distalen Gelenkenden der ersten Phalangen und die mit ihnen zusammenstoßenden Basen der zweiten Phalangen. Die ersteren sind Walzen, die sogar eine Spur von Kehlung zeigen. Diese ist zwar nur angedeutet, aber doch auch auf dem x-Bilde (Fig. 8) deutlich sichtbar.

b) Haben die Gelenkenden der Knochen, so lange sie noch mit den dicken Knorpelüberzügen versehen sind, viel mehr differenzierte Formen. Das fällt besonders an dem Abschnitt des Condylus lateralis femoris auf, der mit der Fibula artikuliert. Diese Stelle, die am ausmazerierten Knochen flach und gänzlich nichtssagend ist, zeigt bei Erhaltung des Knorpels eine in dorso-plantarer Richtung schön konvexe, in querer Richtung leicht konkave, also nach gewöhnlicher Ausdrucksweise sattelförmige Fläche[1].

c) Genügen vermutlich die einfacheren Formen den Bedürfnissen der Schildkröte, und man sollte sich bemühen, die Bewegungsarten des lebenden Tieres kennen zu lernen, um von da aus seine Knochenformen zu verstehen.

Hier ist der Ort, die Knochen der hinteren Extremität der Testudo einer Durchsicht zu unterziehen, um die Gelenkverhältnisse derselben zu verstehen.

1. Hüftgelenk.

a) Pfanne. Die Pfanne ist nicht kreisförmig begrenzt, sondern kleeblattförmig, indem der Rand an den drei Stellen, an welchen er von den Fugen getroffen wird, eingezogen und dazwischen ausgebogen ist. Die Pfanne ist flacher wie beim Menschen, aber durch anliegende Muskeln vervollständigt. Sie wird gebildet vom Os ilei oben, vom Os pubis vorn und vom Os ischii medial; unten, hinten und lateral ist sie offen. Die vom Os ilei hergegebene Fazette ist ebenso groß wie die beiden anderen zusammen, und während diese am ausmazerierten Knochen plan sind, so ist sie mit einer seichten Grube versehen. Diese Grube findet sich auch an der noch mit Knorpel bedeckten Pfanne, und der Knorpel ist an

---

[1] Zoologische und vergleichend-anatomische Sammlungen, die sich auf wissenschaftliche Höhe zu erheben wünschen, sollten daher nicht nur die üblichen mehr abstoßenden wie belehrenden Schildkrötenskelete aufbewahren, bei denen die Knorpel entweder durch Mazeration verloren oder durch Trocknen geschrumpft sind, sondern auch die isolierten Knochen, und zwar das eine Mal durch Mazeration vom Knorpel befreit und das andere Mal mit den in irgendeiner zweckmäßigen Substanz nach Form nachgebildeten Knorpelüberzügen.



dieser Stelle ganz dünn, fast fehlend. Dieser Stelle kommt eine besondere mechanische Bedeutung zu, da an ihr die Pfanne auf dem Femurkopfe aufruht.

b) Femur. Der Kopf des Femur ist, wenn man die Streckseite des Knies als »vorn« bezeichnet, nicht wie beim Menschen nach der medialen Seite, sondern nach vorn gerichtet, das obere Ende des Femur also verglichen mit dem des Menschen, um 90° gedreht. Der Kopf ist nicht gleichmäßig gewölbt, sondern lateral stärker wie medial und vorn stärker wie hinten. Da wir von dem Prototyp einer nach wechselnden Radien gekrümmten Fläche, vom Condylus medialis femoris des Menschen, wissen, daß der flachere Abschnitt eine statische Bedeutung hat, so könnte man das Gleiche bei dem Hüftgelenk der Schildkröte vermuten. Ich überlasse aber die weitere Verfolgung dieser Angelegenheit anderen Beobachtern.

2. Kniegelenk.

a) Femur. Am Femur bemerkt man eine seichte dorsoplantarwärts gerichtete Rinne, wodurch die Sonderung in einen medialen und einen lateralen Kondylus angedeutet ist. Der mediale ist von vorn nach hinten länger als der laterale, aber von oben nach unten an der Rückseite niedriger (Fig. 3). Von der Fazette für die Fibula am Condylus lateralis wurde bereits gesprochen.

b) Tibia. An der Tibia finden wir eine sanft gerundete sagittale Erhebung, eine Eminentia intercondyloidea. Die obere Fläche der Tibia steigt, so lange sie noch von Knorpel überzogen ist, nach vorn an, was um so mehr in die Augen springt, da die obere Fläche der Fibula nach vorn abfällt. Das Ansteigen der Tibiafläche hängt ersichtlich mit der dauernden Beugestellung zusammen.

Auch am oberen Tibiaende des Menschen ist ein Merkmal bekannt, welches mit der Beugestellung in Verbindung gebracht wird: die Retroflexion oder Retroversion oder backward curve der Engländer. Mit dieser Frage sind die Namen von FRAIPONT, von HAVELOCK CHARLES, von HÜTER, von GUSTAV RETZIUS verknüpft. Für unseren Zusammenhang kommt HAVELOCK CHARLES in Betracht, der die Rückneigung des oberen Tibiaendes bei indischen Hockern festgestellt hat. Der Vergleich mit der Schildkröte, bei welcher die Wirkung der Beugestellung sich nicht in Rückneigung des oberen Tibiaendes, sondern in Ansteigen der oberen Fläche der Tibia äußert, belehrt darüber, daß anscheinend gleiche Ursachen nicht immer gleiche Wirkungen haben, was zu beherzigen nützlich ist gegenüber der Neigung zu deduktiven Betrachtungen, die sich bei Problemen der Gelenkmechanik immer in den Vordergrund drängt.

3. Articulatio tarso-cruralis.

a) Tibia und Fibula. Die Tibia besitzt einen Malleolus, dessen Schönheit aber nur ganz hervortritt am unmazerierten Präparat, da die Spitze desselben durch Knorpel gebildet wird. An der Fibula gibt es keinen Malleolus. Von der unteren Endfläche der Fibula wurde schon gesprochen.

b) Astragalus und Fibulare. Der Astragalus hat auf seiner oberen Fläche eine dorsoplantarwärts gerichtete Leiste, durch welche diese Fläche in zwei Felder, je eines für Tibia und für Fibula, geteilt wird. Die Fibula artikuliert bei Testudo pardalis fast ausschließlich mit dem Astragalus, fast gar nicht mit dem Fibulare, was auf dem später mitzuteilenden x-Bilde (Fig. 8) nicht mit genügender Deutlichkeit hervortritt wegen Schiefstellung der Grenze zwischen Astragalus und Fibulare.

4. Tarsus.

a) Proximale Reihe. Von den beiden proximalen Tarsalknochen wird der große als Astragalus bezeichnet. Der Name ist insofern ungeschickt, als beim Menschen Astragalus und Talus gleichbedeutend gebraucht werden, der Talus aber nur das Tibiale und Intermedium enthält und nicht das Zentrale, welches als Navikulare seine Selbständigkeit bewahrt hat. Doch ist der Name Astragalus eingebürgert und wäre wohl auch schwer zu ersetzen. — Der Astragalus ist aus der Verschmelzung dreier Stücke, des Tibiale, Intermedium und Zentrale entstanden (Gegenbaur, Arch. f. Anat. 1863, S. 464). Das allein erklärt aber nicht seine Größe. Hierauf wird zurückzukommen sein. Gegen die distalen Tarsalien wendet er eine konvexe Fläche. — Das Fibulare grenzt an den Astragalus mit einer ebenen Fläche an und zwar so innig, daß es vor der Mazeration zweifelhaft erschien, ob beide Stücke sich trennen würden. Doch hat das Fibulare seine Selbständigkeit bewahrt, wie sich auch im x-Bilde zeigt. Die Verschmelzung von Fibulare und Astragalus, wie sie von Gegenbaur für Testudo angegeben wird (Lehrbuch Fig. 375), besteht also bei den beiden mir vorliegenden Arten Testudo elephantopus und pardalis nicht. — Das Fibulare hat die Vergrößerung des Astragalus nicht mitgemacht, infolge wovon der intertarsale Spalt nicht einfach quer, sondern S-förmig verläuft. Nur an der Berührungsstelle des Fibulare mit dem Astragalus äußert sich der Einfluß des letzteren, indem hier auch das Fibulare in dorso-plantarer Richtung verdickt ist, so daß es in querer Richtung Keilform hat.

b) Distale Reihe. Von den distalen Tarsalien sind die drei ersten in dorsoplantarer Richtung ausgedehnter wie in proxismodistaler. Das

2. ist unter ihnen das größte, das 3. das kleinste. Sie wenden konkave Oberflächen gegen den Astragalus, konvexe gegen die Metatarsalien. Das 4. distale Tarsale ist am größten und an der dorsalen Seite dicker wie an der plantaren. — Das 5. nimmt gegenüber den anderen distalen Tarsalien eine Sonderstellung ein sowohl durch seine Lage wie durch seine Gestalt. Es ist ganz nach der lateralen Seite hinausgeschoben, so daß es die Berührung mit dem Fibulare hat aufgeben müssen. Es ist in dorsoplantarer Dichtung abgeplattet, hat also in dieser Beziehung die ursprüngliche Gestalt bewahrt. Es bildet ein Viereck, mit dessen lateral-distaler Ecke das Rudiment des 5. Metatarsale verbunden ist. So klein auch die Fläche zwischen beiden Skeletstücken ist, so kann man doch deutlich sehen, daß sich zwischen ihnen — auch im Knorpel — ein Gelenkspalt findet.

Über die morphologische Natur dieses Skeletstückes gibt es in der Literatur eine Meinungsverschiedenheit, indem GEGENBAUR dasselbe für das 5. Metatarsale (Lehrbuch S. 575), HOFFMANN es für das 5. distale Tarsale (BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Band Schildkröten, S. 54) hält. Nach dem Befunde bei Testudo muß ich letzterem recht geben. An dieser Stelle des Fußes findet sich bei Eidechsen und auch bei manchen Schildkröten, z. B. Chelys fimbriata ein stockkrückenartiger Knochen, d. h. ein Knochen, der von zwei rechtwinklig zu einander stehenden Stücken gebildet wird. Schon diese sonderbare Gestalt, die weder der eines Tarsale noch der eines Metatarsale gleicht, läßt erkennen, daß hier zwei Stücke verwachsen sind. Das wird durch den vorher geschilderten Befund von Testudo elephantopus und pardalis bestätigt. Dementsprechend ist auch die Auffassung des 4. distalen Tarsale als »Kuboides« (GEGENBAUR, l. c., S. 575) nicht haltbar, wie HOFFMANN bemerkt hat.

Die vorausgehende Beschreibung des Tarsus läßt erkennen, daß eine genaue, bis ins Einzelne gehende Untersuchung sich lohnt. Dieselbe enthüllt eine Fülle von Einzelheiten, die teils morphologisch, teils funktionell, meist aber in beiden Beziehungen wichtig sind. — Das Gleiche läßt sich von den Metatarsalien und Phalangen sagen.

5. Metatarsus.

Das 1. Metatarsale macht einen fremdartigen Eindruck, indem es mehr breit (8,3 mm) wie lang (6 mm) ist. Die Neigung des Fußes zur Verkürzung spricht sich darin besonders aus. Das längste der Metatarsalien ist das 3. Auch sonst finden sich an den einzelnen Metatarsalien manche Verschiedenheiten, wodurch das Bild des Fußes bei richtiger Zusammen-

setzung das eigentümlich Lebendige bekommt. Am 2. Metatatarsale stehen beide Endflächen schief zum Schaft; dieser ist an der fibularen Seite länger wie an der tibialen Seite. Das Gleiche ist am 3. Metatarsale der Fall. Das 4. Metatarsal ist gedreht, indem die laterale Ecke seiner Basis höher (mehr dorsal) steht wie die mediale Ecke. Die gleiche Drehung ist auch schon am 3. Metatarsale vorhanden. Man kann das auch am x-Bild erkennen (Fig. 8) daran, daß sowohl die laterale wie die mediale Ecke des 4. Metatarsale mit den Nachbarknochen in Deckung sind. — Die proximale Gelenkfläche (Basis) ist an dem 1. bis 3. Metatarsale schwach konkav, am 3. zugleich elliptisch (7,5 mm breit und 4 mm hoch), am 4. Metatarsale dagegen walzenförmig, in dorso-plantarer Richtung konvex, in querer Richtung gerade; in letzterer 8,7 mm, dorso-plantar 4,4 mm. — Was diese feinen Unterschiede zu bedeuten haben, muß einstweilen unentschieden bleiben, zunächst müßte aber festgestellt werden, ob sich dieselben konstant oder nur individuell finden. — Die distalen Gelenkflächen sind plan. — Das 5. Metatarsale wird durch ein dünnes kegelförmiges, d. h. in distaler Richtung verschmälertes Stück dargestellt.

6. Phalangen.

Die Längen der ersten Phalangen bei der untersuchten Testudo pardalis sind

an der 1. Zehe 7,5 mm
an der 2. Zehe 10,8 mm
an der 3. Zehe 11,3 mm
an der 4. Zehe 9,5 mm.

d. h. also: die 3. Zehe ist die längste, die 1. die kürzeste. Bei allen ersten Phanlangen ist die Basis in der Weise schief zum Schafte gestellt, daß Schaft und Basis einen an der dorsalen Seite stumpfen Winkel miteinander bilden. — Bei allen ersten Phalangen ist die Basis plan, doch nicht ganz streng: Bei der 1. Zehe schwach konkav, bei der 2. ganz plan, bei der 3. ganz leicht konkav, bei der 4. etwas mehr aber doch nur schwach konkav. Diese feinen Unterschiede sind auch am x-Bilde zu erkennen. Die distalen Flächen sind, wie schon gesagt, nur nach der plantaren, nicht nach der dorsalen Seite herumgezogen. Es sind Walzen mit kaum angedeuteter Kehlung. Die letztere ist aber doch auf dem x-Bilde sehr deutlich sichtbar. — Über die zweiten Phalangen ist nichts besonderes zu bemerken.

C. Gelenkkapseln.

Sehr auffällig ist die Dünne der Gelenkkapsel am Kniegelenk. Das klassische Beispiel aber ist die Articul. atlanto-occipitalis. Hier treffen

wir die dünne, durch gar keine Bänder geschützte Kapsel auch bei den Vögeln, weswegen man einem Huhn oder einer Taube so leicht den Kopf abdrehen kann, während bekanntlich die Exartikulation des Kopfes beim Menschen recht schwierig ist. Ich möchte glauben, daß bei den niederen Formen der Wirbeltiere Dünne der Gelenkkapseln Regel ist (obwohl ich das wegen doch immerhin beschränkter Erfahrung nicht allzu bestimmt aussprechen möchte), und daß erst die Säugetiere in genügender Weise die zur Sicherung erforderlichen Stärken der Gelenkkapseln erworben haben.

Es gibt jedoch andere Hülfen für die Gelenke:

a) Muskeln. So ist z. B. bei Testudo pardalis an der dorsalen Seite des Fußes eine Muskellage ausgebreitet, deren sehnige Ausstrahlung in die Haut des Mittelfußes übergeht.

b) Faszien. Das klassische Beispiel ist das menschliche Kniegelenk, vor welchem die Faszie des Beines, vom Oberschenkel auf den Unterschenkel sich fortsetzend, eine derbe Kappe bildet, die wegen ihrer praktischen Bedeutung schon spezialistische Bearbeitung gefunden hat.

c) Dichtes Bindegewebe, in der Umgebung eines Gelenkes angehäuft, kann zum Schutze desselben dienen.

d) Endlich kann sogar die Verbindung mit der Haut herangezogen werden wie bei unserer Testudo pardalis, bei der durch das zähe Bindegewebe des Sohlenpolsters die Sohlenhaut mit der Unterseite des Tarsus fest verbunden ist, wodurch der Fuß dagegen gesichert wird, beim Treten auf Steine zu stark emporgehoben zu werden.

D. Bänder.

Diese Betrachtung schließt sich an die vorige unmittelbar an.

Ich habe bei Testudo pardalis nur wenige Bänder gefunden, diese aber sehr bedeutungsvoll.

1. Kniegelenk.

Am Kniegelenk traf ich drei Bänder, ein senkrechtes und zwei horizontale:

1. Senkrechtes Band. — Ein mediales Seitenband geht vom Condylus medialis femoris abwärts und an der Tibia eine Strecke weit hinab, dadurch an das mediale Seitenband des menschlichen Kniegelenkes erinnernd. Ein entsprechendes laterales Seitenband habe ich nicht gefunden.

2. Horizontale Bänder. — a) Das eine dieser Bänder entspringt an der vorderen Kante der oberen Fläche der Tibia und geht an das Köpf-

9*



chen der Fibula; man könnte es »Ligam. tibiofibulare genus« nennen. b) Das andere entspringt am Condylus medialis femoris hinten, unmittelbar oberhalb der Gelenkfläche (Fig. 3), wodurch es an das ROBERTsche Band des Kniegelenks der Säugetiere erinnert, und geht an das obere Ende der Fibula (»Ligam. femorofibulare genus«). Von ihm zweigt sich ein Zug ab, der in der Furche zwischen Tibia und Fibula zur Vorderwand der Kapsel zieht. Die beiden horizontalen Bänder sind in die Kapsel eingelassen und haben nach innen zugeschärfte Ränder, wodurch sie an Bandscheiben erinnern.

2. Articulatio tarso-cruralis.

Hier fand sich ein kräftiges mediales Seitenband, an das Lig. deltoides des Menschen erinnernd. Ein entsprechendes laterales Seitenband habe ich nicht bemerkt. — Dagegen gibt es noch zwei äußerst charakteristische Bänder, die an der vorderen Seite der Tibia etwas unterhalb der Mitte entspringen (Fig. 4) und zwar an der gleichen Stelle. Diese macht sich

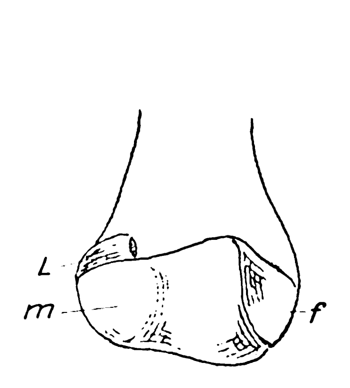


Fig. 3.
Rückseite des unteren Endes des rechten Femur von Testudo pardalis mit dem Ursprung des Ligamentum femoro-fibulare genus.
f Facette für die Fibula am Condylus lateralis, *L* Ursprung des Ligamentum femoro-fibulare, *m* Condylus medialis.

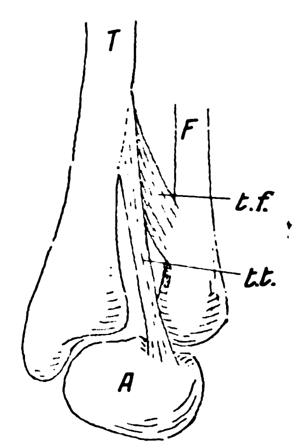


Fig. 4.
Untere Hälfte von linker Tibia und Fibula sowie Astragalus der Testudo pardalis von vorn nebst Ligamentum tibio-tarsale anterius und tibiofibulare inferius.
A Astragalus, *F* Fibula, *T* Tibia, *t.f.* Ligam. tibio-fibulare, *t.t.* Ligam. tibio-tarsale.

auch am mazerierten Knochen durch Rauhigkeit bemerkbar. Das eine Band entspringt hart hinter dem anderen. Das vordere Band ist schmaler (4,5 mm breit) aber dicker und geht abwärts und etwas lateralwärts an die vordere (dorsale) Fläche des Astragalus. Das hintere Band ist breiter (10 mm) aber dünner, es ist abwärts und stärker lateralwärts gerichtet und geht an die Vorderseite der Fibula. Der Befestigung nach kann man

das erste als »Lig. tibiotarsale anterius« und das zweite als »Lig. tibiofibulare inferius« bezeichnen. Die Bedeutung beider Bänder wird im folgenden klar werden.

Bewegungsmöglichkeiten.

Hier schließen sich naturgemäß die Angaben über Bewegungsmöglichkeiten an. Letztere wurden geprüft an dem frischen Bein einer Testudo pardalis, dessen Muskeln entfernt und dessen Gelenkkapseln und Bänder erhalten waren.

1. Kniegelenk.

a) Flexion. Nach der Vorderseite ist gerade Streckung möglich, nach der Rückseite so starke Beugung, daß die Rückseite des Oberschenkels an die Rückseite von Tibia und Fibula zu liegen kommt.

b) Drehung. Drehung ist in ausgiebiger Weise möglich und sie verlangt eine genaue Beachtung. Auch beim Menschen gibt es bekanntlich im Kniegelenk Drehfähigkeit, und zwar spielt diese eine wichtige Rolle als Schluß-Streck-Rotation. (Es gibt auch Schluß-Beuge-Rotation, die uns aber für den Europäer, der seine Beine mehr in gestreckten und schwach gebeugten Lagen gebraucht, nicht so sehr interessiert.) Von dieser Schluß-Streck-Rotation des Menschen unterscheidet sich die Schildkröte in zwiefacher Weise, indem erstens bei ihr die Drehung nicht zwangsmäßig an die Streckung gebunden, sondern selbständig ist, und indem zweitens, was daraus unmittelbar hervorgeht, die Drehung bei jedem Grade der Beugung ausgeführt werden kann. Da nun die Schildkröte das Bein dauernd in stark gebeugter Lage verwendet, so prüfte ich die Drehfähigkeit bei rechtwinklig gebeugtem Knie. Ich bestimmte sie zu 45°.

Hierbei haben wir auch auf die Bewegung der Fibula zu achten: wird bei rechtwinklig gebeugtem Knie das Femur so gedreht, daß sein Condylus lateralis auf der Tibia rückwärts gleitet, so wird dadurch das obere Ende der Fibula zurückgeschoben. Wird dann die entgegengesetzte Bewegung gemacht, wobei der Condylus lateralis femoris nach vorn gleitet, so drängt diese gegen das Lig. tibiofibulare genus an und nimmt durch Vermittlung dieses Bandes die Fibula mit nach vorn.

2. Articulatio tarso-cruralis.

a) Flexion. Ich fand die Angabe von GEGENBAUR (Zeitschr. f. Anat. 1863, S. 467) bestätigt, daß der Astragalus gegen den Unterschenkel flexorisch nicht bewegt werden kann, daß er also in diesem Sinne mit dem Unterschenkel eine feste Einheit bildet.



b) Drehung. Dagegen ist Drehung möglich, und diese Drehung ist von so eigentümlicher Art, daß ich ihr nichts Gleiches an die Seite zu stellen wüßte. Es wird nämlich dabei jeder der beiden Unterschenkelknochen für sich gegen den Astragalus gedreht, wobei, soweit ich ermitteln konnte, die Achse für die Bewegung der Tibia durch deren Malleolus, die Achse für die Bewegung der Fibula durch einen Punkt des Hinterrandes der Endfläche der letzteren geht.

Um von dieser seltsamen Bewegung Anschauung zu gewinnen, muß man in drei Weisen verfahren:

Erstens: Man setze den Fuß auf eine horizontale Unterlage auf, halte ihn mit einer Hand fest und drehe mit der anderen Hand die senkrecht gestellten Unterschenkelknochen. Dann werden diese sich gleichzeitig um die genannten beiden Achsen drehen.

Zweitens: Man halte das Präparat frei in der Luft, indem man die Tibia mit der einen Hand faßt, und schiebe die Fibula neben der Tibia abwechselnd rückwärts und vorwärts. Dann wird der Astragalus mit der Fibula zurückgenommen werden, wobei er notwendigerweise gegen die Tibia, aber gleichzeitig auch gegen die Fibula gedreht wird.

Drittens: Man halte wieder das Präparat in der Luft, indem man die Tibia mit der einen Hand faßt, und drehe mit der anderen Hand den Fuß. Dann wird die Fibula durch den Fuß vor- und zurückgeführt und zugleich der Astragalus gegen sie gedreht.

Ich bestimmte die Drehfähigkeit des Astragalus gegen jeden der beiden Unterschenkelknochen zu etwa 45°. — Zur Hemmung dieser Bewegung dienen die zwei früher beschriebenen Bänder, welche an der Vorderseite der Tibia entspringen, und es wird jetzt verständlich, warum es ihrer zwei, das eine zum Astragalus, das andere zur Fibula, sind.

3. Articulatio intertarsalis.

Die distale Tarsalreihe ist gegen die proximale sehr stark in dorsaler Richtung, aber gar nicht in plantarer Richtung flektierbar.

4. Tarso-metatarsal-Gelenke.

In diesen ist das gleiche der Fall, so daß sie mit der Intertarsalverbindung zusammen eine starke Knickung des Vorderfußes gegen die proximale Tarsalreihe ergeben. Diese Emporbiegung kann man am lebenden Tiere feststellen, wenn es auf harte Stellen des Bodens tritt, doch ist sicher, wie schon oben bemerkt, der Widerstand gegen das Emporbiegen bei erhaltenem Sohlenpolster größer.

5. Metatarso-phalangeal-Gelenke.

In diesen Gelenken ist nur eine kaum merkliche Abbiegung in dorsaler und in plantarer Richtung, ein unbedeutendes Wackeln bemerkbar, so daß diese Verbindung als praktisch unbeweglich gelten darf. Das ist um so beachtenswerter, als bei Vögeln gerade die metatarso-phalagealen Gelenke so hoch spezialisiert sind und eine so ausgiebige Bewegung gestatten.

6. Interphalangeale Gelenke.

Die zweiten Phalangen können gegen die ersten nur bis zur geraden Streckung dorsalwärts bewegt, dagegen stark gebeugt werden, letzteres aber nicht bei allen in gleichem Maße: bei der 4. Zehe bis zu 90°, bei der 3. schon mehr, bei der 2. noch mehr und bei der 1. so viel, daß an der enthäuteten Sohlenfläche die Klaue dem Metatarsus anliegt. Dabei werden die Endphalangen nach dem Maße ihrer Einschlagkbarkeit gegen die Mitte des Fußes adduziert und in dieser zusammengedrängt, was einen lebendigen Eindruck macht. Jedoch ist eine so starke Flexion der Endphalangen am lebendigen Tier ganz ausgeschlossen, da unmittelbar hinter den Klauen das steife Sohlenpolster gelegen ist, welches nur eine Beugung bis zu 90° gestattet.

Gegenbaur und der Schildkrötenfuß.

GEGENBAUR in seiner vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (I. Band, Leipzig 1898) schließt die Betrachtungen über das Fußskelet der Reptilien mit folgendem gesperrt gedruckten Satz: »Mit dem funktionellen Anschluß des proximalen Tarsus an den Unterschenkel und der wenn auch nur teilweise sich vollziehenden Verbindung distaler Tarsalia mit dem Metatarsus kommt eine intertarsale Artikualtion des Fußes in verschiedener Weise zur Ausprägung«. (l. c. S. 576). Diesem Satze muß ich, soweit die beiden von mir untersuchten Schildkrötenarten, Testudo elephantopus und Testudo pardalis in Betracht kommen, in einem Punkte beistimmen und in drei Punkten widersprechen. Beistimmen tue ich darin, daß die Flexionsfähigkeit in der Articulatio tarsocruralis unterdrückt ist (s. oben), abweichen tue ich darin, daß 1. in der Articulatio tarso-cruralis Drehfähigkeit besteht, 2. keine Verbindung distaler Tarsalien mit Metatarsalien eingetreten, vielmehr die Flexionsfähigkeit zwischen Tarsalien und Metatarsalien erhalten ist, 3. eine intertarsale Artikulation nicht erst erworben wird, sondern von Anfang an besteht. Die besondere Fassung, welche GEGENBAUR seinem Satze gibt, wirkt also etwas befremdlich. Sie wird aber sofort verständlich, wenn man



GEGENBAURS berühmte Arbeit aus dem Jahre 1863 (Arch. f. Anat. und Physiol., Jg. 1863, S. 450) gelesen hat, in welcher auf Grund von Untersuchungen an Hühnerembryonen der Nachweis geführt wird, daß der Tarsus bei Vögeln dadurch zum Schwinden kommt, daß sich die proximale Reihe mit der Tibia, die distale mit dem Metatarsus verbindet. Zwischen diesem Zustande und dem primitiven Verhalten mußte die Brücke gesucht werden. Die Brücke konnte nur bei Reptilien zu finden sein. Dafür schienen besonders die Schildkröten geeignet. GEGENBAUR betrachtete also das Schildkrötenbein vom Standpunkte des Vogels und rückte es dabei zu dicht an das des Vogels heran. Diese Richtung der Betrachtung äußert sich auch in dem Satze: »Die Reptilien bereiten vor, was in den Vögeln ausgeführt wird« (l. c. S. 470). Eine solche retrospektive Betrachtung ist für den weitblickenden Phylogenetiker berechtigt, birgt aber Gefahren; sie verleitet dazu, das, was man für den Vergleich brauchen kann, zu bevorzugen und das, was man nicht brauchen kann, gering zu schätzen oder gar nicht zu sehen. Ein richtiger Vergleich zweier Formen kann nur zustande kommen, wenn man nicht nur Ähnlichkeiten, sondern auch Unterschiede nennt. Ich suche hier das »Suum cuique« zur Geltung zu bringen, d. h. die Schildkröte vom Standpunkte der Schildkröte, das Schildkrötenbein vom Standpunkte des Schildkrötenbeines aus zu würdigen.

Die verhängnisvollen Folgen der spekulativen Betrachtung kommen denn auch, wie mir scheint, in der Darstellung GEGENBAURS zum Durchbruch, »daß vollständig plantigrade Verhältnisse schon bei Schildkröten und Eidechsen nicht mehr existieren. Durch die Verbindung des proximalen Tarsusstückes mit dem Unterschenkel kommt dieser Abschnitt des Fußes nicht mehr mit dem Boden in Berührung; er ist aus dem Bereiche der Planta getreten, welche demzufolge um ebenso viel gemindert ist« (Lehrbuch, S. 580). GEGENBAURS Gedankengang ist, wofern ich ihn recht verstehe, folgender: die Vögel sind digitigrad; bei den Vögeln ist der Hintertarsus mit der Tibia, der Vordertarsus mit der Fibula verschmolzen, also sind diese Verschmelzungen die Folgen der Digitigradie; bei den Schildkröten hat der Hintertarsus (zwar nicht anatomisch aber doch funktionell) seine Flexionsfähigkeit gegenüber dem Unterschenkel verloren, also wird der Fuß in seinem hinteren Abschnitt nicht mehr zur Stützung verwendet, die Schildkröte ist sozusagen nur noch halbplantigrad. Das ist es, was ich aus den GEGENBAURschen Sätzen herauslese.

Ich möchte dagegen dreierlei einwenden:

Erstens ist bei denjenigen Säugetieren, die hervorragend digitigrad sind, die Talusrolle besonders tief gekehlt, die Articulatio talocruralis

hoch differenziert. Digitigradie hat also nicht notwendig Verschmelzung des Tarsus mit Tibia und Metatarsus zur Folge.

Zweitens erweist sich die Gangart der Landschildkröte, wenn man sie nicht am grünen Tisch aus der Gangart der Vögel deduziert, sondern am lebenden Tier beobachtet, als ausgesprochener Sohlengang, worauf schon das dicke feste Sohlenpolster hinweist; ja als Sohlengang von besonderer Art, indem die Stützung der Hauptsache nach gerade dem hinteren Teil des Fußes zufällt, was mich veranlaßt zu der Bezeichnung »Fersengang« (»Calcigradie« von Calx = Ferse). Die starke Beanspruchung des Hintertarsus tritt in der Gestalt des Astragalus deutlich zutage, denn während bei den Vögeln nach der Darstellung von GEGENBAUR sich der Hintertarsus auch embryonal nur als dünne Knorpelplatte erkennen läßt, also in Reduktion begriffen ist, so ist bei den Landschildkröten, wie unsere Testudo elephantopus und pard. zeigen, der Astragalus durch Größe in allen Dimensionen: Höhe, Breite und Dicke, den anderen Tarsalien überlegen, was sich nicht allein daraus erklären läßt, daß in ihm drei Stücke (Tibiale, Intermedium, Zentrale) vereinigt sind, sondern auf aktive Vergrößerung hinweist, die Folge der stärkeren Beanspruchung. Auf diese besondere Art der Stützung, die Calcigradie, führe ich es nun zurück, daß bei den Landschildkröten die Flexionsfähigkeit des Tarsus gegen den Unterschenkel unterdrückt ist (während, wie oben gesagt, Drehfähigkeit ausgebildet wurde). Der Fuß der Landschildkröte hat also den Verlust der Flextionsfähigkeit gegen den Unterschenkel meiner Meinung nach nicht erlitten in einem Zustande, bei welchem sich der Hintertarsus wie bei den Vögeln über dem Boden in der Luft befand, sondern gerade während und weil er sich am Boden befand, sich auf diesen stützte.

Drittens ist das Besondere, wodurch sich die Vögel von anderen Wirbeltieren, sowohl Reptilien wie Säugetieren, unterscheiden, nicht, daß sie digitigrad, sondern daß sie digitistat sind, nicht daß sie Zehengeher, sondern daß sie Zehensteher sind. Es ist ja auch für jedermann, der einem schreitenden langbeinigen Vogel zuschaut, klar, und ist auch schon von anderen hervorgehoben, daß diese eigentümliche, uns drollig erscheinende stelzende Gangart, wo bei jedem Schritt das Bein erst nach hinten emporgehoben werden muß, um aus der Schnappstellung herauszukommen, kein Idealzustand mit Rücksicht auf Gehen und Laufen sein kann. Die Vögel haben sich eben eine Einrichtung angewöhnt, die für das Stehen vorteilhaft (muskelarbeitsparend), aber für das Gehen umständlich ist. (Damit erweisen sie, nebenbei gesagt, dem Gelenkmechaniker einen außerordentlichen Dienst, indem sie ihn gewalt-

sam auf eine Unterscheidung hindrängen, auf die er von selber nicht so leicht kommen würde, nämlich auf die Unterscheidung von Stehbein und Gehbein.) So etwas gibt es bei Schildkröten überhaupt nicht. Die beiden verwandten Klassen, Reptilien und Vögel, unterscheiden sich in dieser Hinsicht aufs Schärfste: die Reptilien stehen gar nicht, die Vögel haben das Stehen zur Spezialität gemacht. Damit soll freilich nicht gesagt sein, daß nicht Einrichtungen, welche die Reptilien für ihre Zwecke erworben haben, von den Vögeln übernommen und in ihrem Stehapparat zur Verwendung gebracht sein können, was aber dann immer eine Art von Funktionswechsel bedeutet.

Gegenbaur und die vergleichende Gelenklehre.

Vor Jahrzehnten — es war um das Jahr 1880, wahrscheinlich in diesem Jahre selber — teilte mir mein Vetter Georg Ruge mit, Gegenbaur interessiere sich »neuerdings« für vergleichende Gelenklehre. Diese Äußerung ist mir in der Erinnerung geblieben, weil ich mir damals gar nichts darunter denken konnte. Seither habe ich freilich die Reize der vergleichenden Gelenkbetrachtung zur Genüge kennen gelernt. Ich habe aber doch bei der Beschäftigung mit diesen Dingen mehrmals das Gefühl gehabt, daß der große Führer auf dem Gebiete der Morphologie nicht die rechte Einstellung oder Muße — dies lasse ich unentschieden — für Gelenkfragen gehabt habe. Ich will drei solcher Fälle nennen, die Schlangenwirbelsäule, das Tarsocruralgelenk der Schildkröte und den Fibulamechanismus der Vögel. Ich bespreche sie, nicht um zu kritisieren, sondern um daran klar zu machen, in welcher Weise nach meiner Meinung Fragen der vergleichenden Gelenklehre zu behandeln sind.

1. Schlangenwirbelsäule.

Gegenbaur urteilt, nachdem er die eigentümlichen Gelenkfortsätze der Schlangenwirbelsäule besprochen hat (Lehrb. S. 248): »Die Einrichtung vermag Bewegungen der Wirbelsäule in vertikaler und dorsaler Richtung zu hemmen«. — Gegenbaur hätte nur nötig gehabt, eine lebende Schlange zu beobachten oder an einer frischen Schlangenwirbelsäule die Bewegungsmöglichkeiten zu prüfen, um sich zu überzeugen, daß die Schlange außer ihrer Hauptbewegung, der seitlichen Flexion, in nicht unerheblichen Maße auch sagittalflexorische Bewegungen ausführen kann und auch tatsächlich ausführt. Ich habe schon einmal in anderem Zusammenhange von dieser Angelegenheit gesprochen (Arch. f. Anat. und Physiol. 1914, Anat. Abt., S. 81).

2. Tarsocruralverbindung der Schildkröte.

Von diesem Problem ist im Voraufgehenden ausführlich gesprochen worden. Ich wiederhole daher nur kurz, daß GEGENBAUR das Fehlen der Flexionsfähigkeit richtig bemerkt, aber das Vorhandensein der Drehfähigkeit übersehen hat, welche bei der Gangart des Tieres anscheinend eine wichtige Rolle spielt, wovon noch die Rede sein wird.

3. Fibulamechanismus der Vögel.

Von der Fibula der Vögel sagt GEGENBAUR nur: »die Fibula kommt distal in Reduktion und verliert, nur proximal erhalten, ihre Bedeutung« (Lehrb. S. 579). Das ist wenig, weniger als die Fibula der Vögel verlangen kann. Es ist nur das Negative und nicht das Positive. Daß GEGENBAUR nur das Negative beachtet, kommt auch wieder daher, daß sein Interesse auf die Tarsalgegend gerichtet ist, und daß die Fibula die Beziehung zu dieser verloren hat. Betrachten wir aber die Fibula der Vögel nicht vom Standpunkt der Tarsalgegend, sondern vom Standpunkt der Fibula, so sind an ihr vier Punkte bemerkenswert.

a) Die Fibula ist dünn und besonders gegen das untere Ende außerordentlich verschmälert, fast zugespitzt. Dadurch kann die Elastizität, welche der kompakten Knochensubstanz innewohnt, und welche bei dünnen langen Knochen, wie z. B. der Fibula des Känguru oder den Rippen stark bemerkbar wird, zur vollen Geltung gelangen.

b) Die Fibula ist am unteren Ende der Tibia fest verwachsen.

c) Weiter oben, aber noch etwas unterhalb des oberen Endes der Tibia, ist die Fibula mit der Tibia durch eine Fuge verbunden.

d) Das obere Ende der Fibula schleift in einer tiefen Rinne der Rückseite des Condylus lateralis femoris.

Man bemerke wohl: die Verbindung mit der Tibia ist eine zwiefache, einmal durch Verwachsung, das andere Mal durch Fuge.

Ein so eigenartiger Mechanismus, der sich bei allen Vögeln wiederholt, kann nicht ohne Bedeutung sein. Auf den Weg zum Verständnis aber gelangen wir durch Prüfung der Bewegungsmöglichkeiten.

Nimmt man ein von Muskeln befreites aber mit Bändern und Kniegelenkskapsel versehenes Vogelbeinskelet zur Hand, in der Weise, daß man mit der einen Hand die Tibia hält, bringt mit der anderen Hand das Femur in rechtwinklige Beugung zur Tibia (was ja der gewöhnlichen Haltung des Vogelbeines entspricht), dreht das Femur in der Weise, daß der Condylus lateralis desselben auf der Tibia rückwärts gleitet, so wird



durch diesen Kondylus das obere Ende der Fibula rückwärts gedrängt. Dabei muß die Fibula, da sie mit der Tibia in der oben angegebenen Weise verbunden ist, gebogen, »gespannt« werden. Läßt man dann das Femur los, so wird es von der gespannten Fibula in seine alte Lage zurückgeführt gerade so wie eine mit Federeinrichtung versehene Tür, wenn man sie nach dem Öffnen losläßt, durch die Feder wieder geschlossen wird.

Daß der »Türfedermechanismus« der Fibula vorhanden ist, wird niemand bestreiten, denn man braucht ja nur irgendein Vogelbein in der genannten Weise zu untersuchen und sich davon zu überzeugen. Aber nicht jeder wird gleich geneigt sein, zuzugeben, daß er eine Bedeutung für das lebende Tier habe. Er liegt uns eben als Menschen, bei denen ja die Fibula die Berührung mit dem Femur aufgegeben hat, zu fern. Ich wiederhole jedoch: ein so eigenartiger Mechanismus muß eine Bedeutung haben. Zum mindesten müssen wir versuchen, eine solche aufzuspüren. — So lange es nur darauf ankommt, den Mechanismus als solchen an dem isolierten Bein kennen zu lernen, ist es gleichgültig, ob wir die Tibia festhalten und das Femur drehen oder das Femur festhalten und die Tibia drehen. Aber wenn wir darauf ausgehen, den Nutzen des Mechanismus für das lebende Tier kennen zu lernen, ist diese Unterscheidung wichtig. Ich kenne den Türfedermechanismus der Fibula seit Jahren, aber es war mir nie klar, was er nützen könne. Nachdem ich aber diese Frage neuerdings ernsthafter gestellt habe, scheint es mir, daß wir den stehenden Vogel und zwar den einbeinig stehenden Vogel um Auskunft bitten müssen.

Daß Vögel gelegentlich auf einem Beine stehen, weiß jeder, der auch nur flüchtig Vögel beachtet. Besonders bei langbeinigen Vögeln fällt es auf, es macht einen seltsamen Eindruck, daß der Körper von einer so dünnen Stange getragen wird. Man empfindet vielleicht sogar Mitleid mit dem »armen Vogel«, der durch irgend eine uns nicht erkennbare Ursache gezwungen ist, auf einem Beine zu stehen[1].

Ich, indem ich anfangs auch die Sache vom Standpunkte des Menschen aus betrachtete, und indem ich bemerkte, daß jedesmal beim Heben eines Beine die Zehen zusammengelegt (was übrigens auch ganz zwangsmäßig ist) und die Interdigitalfalten zusammengefaltet werden, war

[1] Übrigens sei hier nebenher daran erinnert, daß Reisende berichtet haben, daß bei manchen Völkern zuweilen auch Menschen einbeinig stehen, indem sie das andere Bein mit der Fußsohle oberhalb des medialen Kondylus des Femur an den Oberschenkel anlegen.

geneigt zu glauben, daß die Dehnung dieser Falten beim Stehen dem Vogel empfindlich sei, und daß er, um das Gefühl der Spannung los zu werden, ab und zu das eine Bein aufhöbe. Das ist aber nicht richtig, denn dann müßte er »von einem Bein auf das andere treten«. Das tut er aber nicht, sondern er verharrt lange in seiner einbeinigen Stellung. Ja ich habe sogar einen Kranich bei der Toilette beobachtet, der ganz umständlich mittels des Schnabels die Federn am Rücken und an der Bauchseite in Ordnung brachte, ohne daß es ihm ein einziges Mal einfiel seine Stellung auf einem Beine zu ändern. Als ich an einem späten Nachmittage durch den Berliner Zoologischen Garten ging mit der Absicht meine Aufmerksamkeit ganz auf die Beobachtung der Vogelbeine zu beschränken, nahm ich mit Überraschung wahr, wie viele Individuen aus dem reichen Vogelbestande dieses Gartens auf einem Beine standen, und zwar nicht nur langbeinige wie Störche und Kraniche, sondern auch kurzbeinige, z. B. Enten; wahrscheinlich hatten sie bereits Ruhestellungen eingenommen. Dadurch bin ich zu der Vorstellung gekommen, daß die einbeinige Stellung für die Vögel nicht nur nicht unbequem, sondern sogar vorteilhaft ist.

Man kennt nun bereits seit langem eine muskelarbeitsparende Einrichtung des Vogelbeines: die Schnappvorrichtung des Intertarsalgelenkes. Es scheint, daß sich ihr in dem Türfedermechanismus der Fibula eine zweite muskelarbeitsparende Einrichtung anschließt, durch welche das Femur und mit ihm der Rumpf, wenn er aus der Lage gebracht ist, in die alte Lage zurückgeführt wird.

In den drei besprochenen Fällen vermißt man bei GEGENBAUR immer das Gleiche: Beobachtung des lebenden Tieres und Feststellung der Bewegungsmöglichkeiten am frischen Präparat. Ich bin demgegenüber zu der Einsicht gelangt, daß für die Beschäftigung mit Aufgaben der vergleichenden Gelenklehre immer vier Arten von Untersuchungen erforderlich sind: Beobachtung des lebenden Tieres; genaue Feststellung der Bewegungsmöglichkeiten am frischen Präparat; Zusammensetzung des Skeletes bzw. von Skeletabschnitten in irgendeiner für das lebende Tier charakteristischen Stellung; genaue Untersuchung der einzelnen isolierten Knochen, insbesondere der Flächen derselben, die zur Verbindung mit den Nachbarknochen dienen; wozu ergänzend noch die x-Untersuchung hinzutritt. Ich habe mich in ähnlichem Sinne schon vor 11 Jahren ausgesprochen (Arch. f. Anat. und Physiol. 1914, Anat. Abt. S. 104). — Nun wird man nicht immer die lebenden Tiere und nicht immer frisches Material zur Verfügung haben. Das darf als Entschuldigung dienen. Aber eine Lücke bleibt es immer.

Nachdem auf diese Weise ein festerer Standpunkt in der Gelenklehre gewonnen ist, kehre ich zu meinem Gegenstand, dem Beinskelet von Testudo, zurück und streife dabei auch das Handskelet. Der Grund für diesen Seitenblick wird alsbald klar werden.

x-Bilder.

1. Hand von Testudo pardalis (Fig. 5).

Das x-Bild der Hand von Testudo pardalis zeigt folgende Eigentümlichkeiten:

a) Die fünf Strahlen enthalten alle die gleichen Bestandteile: je ein Metatarsale und zwei Phalangen.

b) Die neun Karpalien (Radiale, Intermedium, Ulnare, Zentrale und die fünf distalen Karpalien) sind alle erkenbar, allerdings das Zentrale mit dem Radiale und das erste distale Karpale mit dem zweiten verwachsen, was sogleich näher bestimmt werden wird.

c) Alle neun Karpalien sind ziemlich genau gleich groß.

d) Die Karpalien sind wie ein Mauerbau angeordnet, d. h. die Knochen einer Reihe decken die Fugen zwischen denen einer anderen Reihe, wie man im Einzelnen an der Figur nachsehen kann. Und zwar ist es nicht eine moderne Mauer, bei welcher die Spalte zwischen den Reihen glatt ist, sondern eine kyklopische Mauer, bei welcher die einzelnen Steine mit Ecken zwischen die Nachbarsteine vorspringen.

e) Der Radius ragt weiter distalwärts wie die Ulna, was vielleicht eine Folge der sehr starken Krümmung der Ulna ist.

f) Das Radiale ist in die gleiche Reihe gerückt wie das Zentrale, also distalwärts verschoben. Man möchte dies auf das erwähnte Vorragen des Radius beziehen und glauben, der Radius habe das Radiale vor sich hergeschoben. Doch fällt der große Abstand des Radiale vom Radius auf. Die Maße des Radiale sind folgende: Länge (proximodistal) 6,3 mm, Dicke (dorsovolar) 10,3 mm, Breite (radioulnar) 16,2 mm. Die Breite ist aber wie das x-Bild zeigt, durch Knorpel nach der radialen Seite erheblich vergrößert.

g) Das Intermedium steht an der distalen Seite der Ulna aber vom Radius medial.

Was die Verwachsung des Zentrale mit dem Radius und die des ersten und zweiten distalen Karpale betrifft, so stellen sie sich nach der vereinigten Untersuchung von x-Bild und Handskelet in folgender Weise dar:

a) Zentrale mit Radiale. Im x-Bilde der linken Hand sieht man an der Grenze beider Knochen, welche zufällig rechtwinklig zur Platte stand, ganz vorzüglich einen feinen Spalt, der zu beiden Seiten

von einer ganz dünnen Kompaktalinie gesäumt ist. — Am Präparat der rechten Hand ist eine Spalte nur auf der volaren Seite und von da aus etwas auf die proximale Seite fortgesetzt vorhanden; auf der dorsalen, auf der distalen und auf dem größten Teil der proximalen Seite fehlt sie. Die Spalte ist sehr fein; trotzdem ist sie nicht leer, sondern ihr distaler Abschnitt ist mit einem feinen Knochenstreifen gefüllt, so daß

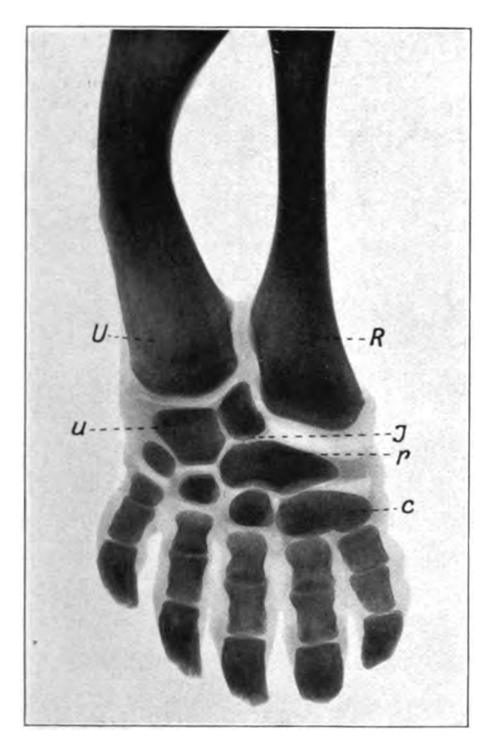


Fig. 5.

x-Bild der linken Hand von Testudo pardalis, von der dorsalen Seite durchstrahlt. *c* Erstes und zweites distales Karpale, verwachsen; die Grenze zwischen beiden ist erkennbar, *J* Intermedium, *R* Radius, *r* Radiale und Centrale, verwachsen; die Grenze zwischen beiden ist deutlich erkennbar. Der knorplige Abschnitt des Radiale ist ebenfalls deutlich, *U* Ulna, *u* Ulnare.

sie dadurch in zwei Spalten, eine radiale und eine ulnare, zerfällt. Von diesem feinen Knochenstreifen ist nun wieder auf dem x-Bilde gar nichts zu sehen. Das Präparat der rechten und das x-Bild der linken Hand stimmen also in den feinsten Einzelheiten nicht ganz genau überein, was aber zum Teil daher kommen mag, daß durch das x-Verfahren auch Züge aus dem Innern des Knochens zur Anschauung gebracht werden.

b) 1. und 2. distales Karpale. Am x-Bilde macht sich die Grenze beider Knochen, da sie nicht rechtwinklig zur Platte stand, nicht

durch einen feinen Spalt, sondern durch zwei überaus zarte Linien, eine radial und eine ulnar gelegene, bemerkbar, die aber doch bei der Vortrefflichkeit der Aufnahme deutlich sichtbar sind. — Am Präparat sieht man eine feine Furche, welche die dorsale Seite einnimmt und von dieser auf die proximale und distale Seite übergeht; an der prioximalen

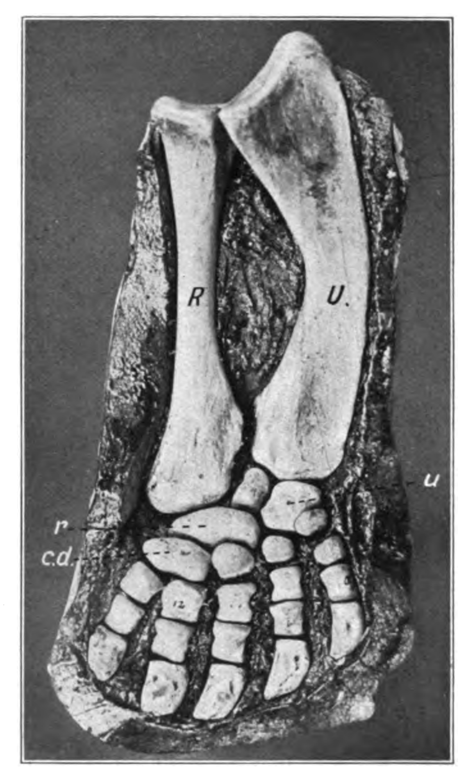


Fig. 6.

Skelet des rechten Vorderarmes und der rechten Hand von Testudo pardalis in Form liegend, von der dorsalen Seite.

c.d. **Erstes und zweites distales Carpale, verwachsen; die Grenze zwischen beiden nicht sichtbar. *R* Radius, *r* Radiale und Centrale, verwachsen; die Grenze zwischen beiden ist angedeutet, *U* Ulna. *u* Ulnare mit fünftem distalem Carpale; das letztere ist fehlerhafterweise zu dicht an das Ulnare herangerückt.**

Seite nimmt sie die Hälfte, an der distalen ein Viertel ein. Auch an der volaren Seite findet sich ein kleines isoliertes Stück Furche.

Die x-Untersuchung hat sich also als ein wichtiger Helfer erwiesen. Ohne sie wäre ich wohl nicht darauf gekommen, daß in dem Stück Zentrale-Radiale und in dem Stück Karpale 1-Karpale 2 je zwei noch unterscheidbare Knochenstücke enthalten seien. Man darf im Hinblick

auf die vielfachen Verwachsungen von Karpalien und Tarsalien bei Amphibien und Reptilien erwarten, daß auch in anderen Fällen dieses Hilfsmittel wertvolle Dienste leisten wird.

Ich habe noch ein Merkmal vom Karpus der Testudo pardalis zu nennen, welches zwar nicht am x-Bilde, wohl aber an dem nach Form zusammengesetzten Präparat (Fig. 6) sichtbar wurde. Es springen nämlich das 2. distale Karpale und das 3. distale Karpale an der volaren Seite etwas stärker vor wie die übrigen Karpalien. Es ist nicht viel, beide zusammen bilden nur einen ganz flachen Wulst, aber angesichts des sonst so primitiven Zustandes dieses Karpus scheint es mir, daß man alles auf die Goldwage legen muß, um nachzuweisen, wo die Abweichung von der Primitivität beginnt. Das 2. und das 3. distale Karpale sind also in dorsovolarer Richtung etwas dicker wie die übrigen Karpalien und da größere Dicke des Knochens auf stärkere Belastung schließen läßt, so ist zu vermuten, daß diese Stelle beim Gehen stärker belastet wird, was man versuchen müßte durch Beobachtung des lebenden Tieres sicherzustellen. Beachtenswert ist aber doch, daß die beiden Abweichungen vom primitiven Verhalten: Verwachsung zweier Knochenpaare und Verdickung zweier Knochen, an der gleichen Stelle des Karpus zusammentreffen. Verwachsung bedeutet Konsolidierung, Erwerbung größerer Stabilität; Verdickung bedeutet größere Tragfähigkeit. Beides zusammen läßt vermuten, daß diese Stelle der Hand beim Gehen stärker gedrückt wird. Alles in allem macht aber dieser Karpus einen sehr primitiven Eindruck, und das führt zu dem Urteil, daß Verwachsung allein keinen wesentlichen morphologischen Schritt bedeutet, wenn sie nicht von Veränderungen der Größe oder der Form oder der Lage begleitet ist.

x-Bild der Hand des Megalobatrachus. Die Hand des Megalobatrachus (Cryptobranchus japonicus) hat mich, obwohl ihr Karpus knorplig ist, und obwohl der erste Strahl und mit ihm das 1. distale Karpale fehlt, doch durch einige Züge an die der Testudo erinnert, weswegen ich ihre Besprechung hier einfüge. Zugleich ist es mir erwünscht, neben die in der Literatur schon vorhandene Figur von Hyrtl, welche von Hoffmann übernommen ist (Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Amphibien, Leipzig und Heidelberg 1873 bis 1878; s. dort Taf. XII, Fig. 13) eine neue Figur zu setzen, welche, wie ich glaube, gefälliger und natürlicher ist. Meine Figur (Fig. 7) ist gewonnen durch Pause eines in der orthopädischen Klinik des Charitékrankenhauses in Berlin hergestellten x-Bildes, welches so vorzüglich ausgeführt ist, daß auch des Knorpels Grenzen ganz scharf erkennbar sind.

Die beiden Figuren, die HYRTLsche und die meinige, obwohl sie im Ausdruck verschieden sind, zeigen doch im Einzelnen nicht viel Unterschiede. Die größte Abweichung besteht darin, daß bei HYRTL bzw. HOFFMANN der dritte Finger drei Phalangen, bei mir nur deren zwei enthält. Ob hier ein Irrtum HYRTLS bzw. HOFFMANNS oder eine individuelle Verschiedenheit vorliegt, muß ich unentschieden lassen. — Das Radiale ist bei mir größer; das 2. distale Karpale ist noch kleiner wie bei HYRTL bzw. HOFFMANN; das Ulnare ist bei mir durch das 5. distale Karpale in weiterem Abstande von der Basis des 5. Metatarsale gehalten.

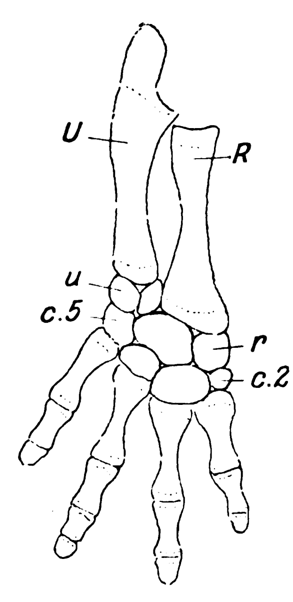


Fig. 7.
Skelet von Vorderarm und Hand von Megalobatrachus (Cryptobranchus japonicus), vom X-Bilde gepaust.
c. 2 Zweites distales Carpale (der erste Strahl fehlt), c. 5 Fünftes distales Carpale, R Radius, r Radiale, links neben ihm das große Centrale, U Ulna, u Ulnare, rechts neben ihm das Intermedium.

Was mich zum Vergleiche dieser Hand mit der der Testudo aufforderte, ist, daß der Radius weiter distalwärts ragt wie die Ulna, obwohl der bei der Testudo angeführte Grund (s. oben) fehlt; daß dadurch das Radiale in eine Reihe geschoben ist wie das Zentrale, und daß das Intermedium nicht mit der distalen sondern mit der ulnaren Seite des Radius artikuliert. Aber das Zentrale hat sich zwischen Radiale und Intermedium hineingedrängt und dadurch ausgiebige Berührung mit dem Radius erlangt. Dies ist die Folge der sehr erheblichen Vergrößerung des Zentrale. Durch Größe ausgezeichnet sind auch das Radiale und das dritte distale Karpale, von denen das letztere infolgedessen zum Teil vom zweiten Metatarsale Besitz ergriffen hat. Wenn man die Vergrößerung auch hier auf stärkere Belastung zurückführen will, so würde der durch die genannten drei Karpalien dargestellte Teil des Karpus zum Stützen mehr herangezogen werden, worauf bei der Beobachtung des lebenden Tieres geachtet werden könnte.

2. Fuß von Testudo pardalis (Fig. 8).

Das x-Bild des Fußes der Testudo pardalis zeigt folgende Eigentümlichkeiten:

a) Von den fünf Strahlen sind nur vier vollständig; vom fünften ist nur ein proximales Stück des Metatarsale erhalten.

b) Die distalen Tarsalien sind alle fünf vorhanden und voneinander getrennt. (Über den Streitfall: fünftes Tarsale oder fünftes Metatarsale wurde schon gesprochen.) Allerdings hat das fünfte Tarsale — wenn es ein solches ist — eine sehr eigentümliche Stellung: es macht nicht den Bogen mit, auf welchem die übrigen distalen Tarsalien stehen,

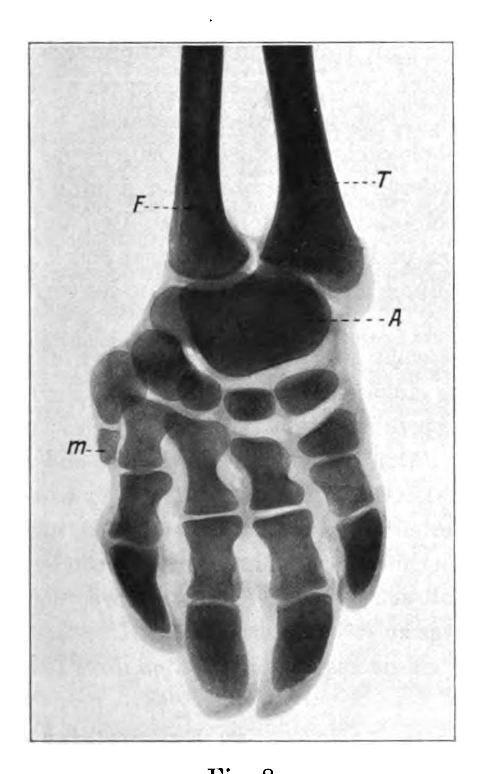


Fig. 8.

x-Bild des linken Fußes von Testudo pardalis, von der dorsalen Seite durchstrahlt. *A* Astragalus, *F* Fibula, *m* Fünftes Metatarsale, *T* Tibia.

sondern ist nicht nur fibularwärts, sondern auch distalwärts hinausgedrängt, so daß es die Berührung mit dem Fibulare gänzlich verloren hat.

c) Das 5. Tarsale ist von dem 5. Metatarsale durch einen Spalt getrennt.

d) Der Astragalus nimmt durch seine Größe eine beherrschende Stellung im Tarsus ein; an der stärkeren Tönung merkt man, daß er auch dicker ist wie die übrigen Knochen, insbesondere auch wie das neben ihm gelegene und von ihm zum Teil gedeckte Fibulare.

Will man das x-Bild des Fußes richtig bewerten, so muß man in Betracht ziehen, daß die Skeletstücke, um sie für eine solche Aufnahme günstig darzustellen, in eine Ebene gebracht werden mußten, daß also die scharfe Knickung zwischen dem Astragalus und den drei ersten distalen Tarsalien, welche für das lebende schreitende Tier so charakteristisch ist, beseitigt wurde.

Vergleicht man nun Hand und Fuß miteinander, so erscheint die Hand in einer Hinsicht weniger primitiv, indem zwei distale Karpalien verschmolzen sind. Doch ist diesem Umstande, wie ich schon sagte, keine große morphologische Bedeutung zuzumessen. Der Fuß dagegen ist stärker abgeändert, indem erstens der fünfte Strahl bis auf ein Rudiment des 5. Metatarsale geschwunden ist, und zweitens aus Tibiale, Intermedium und Zentrale ein einziges Stück geworden ist, welches noch weiter durch Größenzunahme eine hervorragende Bedeutung erlangt hat.

Man sieht jetzt wohl, was mich veranlaßt hat, das x-Bild der Hand in die Betrachtung einzuflechten: Bei der Hand der Testudo finden wir uns auf eine ausgesprochen primitive Stufe versetzt; und bei der Homonomie der Extremitäten dürfen wir annehmen, daß auch der Fuß der Testudo im Grunde genommen primitiv ist, daß er also die Abweichungen vom primitiven Verhalten, die wir bei ihm treffen, nicht von phylogenetisch weit zurückliegenden Vorfahren ererbt, sondern im Landschildkrötenstamme selbst erworben habe. Diese Erwägung läßt es berechtigt erscheinen, die Frage zu stellen, durch welche Umstände der Lebensweise der Landschildkröten die Eigentümlichkeiten ihrer Beine veranlaßt sind.

Ursachen der Gestaltung des Fußskeletes der Testudo.

Es scheint mir, daß zwei Umstände bestimmend sind, von denen vielleicht der eine wieder die Folge des anderen ist: erstens der Fersengang, zweitens das Scharren.

1. Gangart der Schildkröte.

Von der Gangweise der Landschildkröten habe ich aus zwei Gründen keine vollständige Vorstellung gewonnen: erstens weil der größte Teil des Beines durch den Schild verdeckt wird, zweitens weil die Schildkröte nicht immer genau in der gleichen Weise tritt. So habe ich z. B. gesehen, daß gelegentlich nicht die Sohle, sondern der mediale Fußrand aufgesetzt wird; manchmal erinnern die Gehbewegungen geradezu an Schwimmbewegungen. Ich habe daher nur weniges festgestellt, dies Wenige aber genügt für unseren Zweck.

Der Schritt der Schildkröte ist lang; die Knochen des Beines erleiden daher während eines solchen eine bedeutende Änderung ihrer Stellung. Beim Vorsetzen (es ist nur von dem Hinterbein die Rede) sind zunächst die Klauen nach vorn gerichtet. Während aber der Körper vorrückt, findet eine Veränderung in der Stellung statt, indem die Zehen nach der Seite gewendet werden. Dies können wir auch machen, und Kinder machen es zuweilen im Spiel. Dabei muß natürlich eine Drehung des Beines stattfinden; der Mensch macht diese im Hüftgelenk, der Schildkröte steht dafür die Drehfähigkeit im Hüftgelenk, Kniegelenk und Tarsocruralgelenk zur Verfügung. Aber von der Drehung soll hier nicht die Rede sein, sondern von etwas anderem: eine solche Wendung der Zehen nach der Seite ist nur möglich, wenn man die Stützung auf die Ferse beibehält, sich nicht auf den Vorderfuß stützt. Daraus ergibt sich das, was ich als Fersenstützung, »Fersengang« (Calcigradie) schon weiter oben bezeichnet habe. Dieser Fersenstützung verdankt die Landschildkröte die beiden charakteristischen Züge ihres Hintertarsus: den Mangel der Flexionsfähigkeit gegen den Unterschenkel und den in allen Richtungen großen Astragalus. Dieser ist ein fester Sockel des Unterschenkels.

2. Scharrtätigkeit.

Der vordere Teil des Fußes der Landschildkröte ist kurz und breit. Die Breite ist die Folge, sozusagen die Summe der Breiten der Strahlen (Metatarsalien und Phalangen). Die Breite der Strahlen ist die Folge der Breite der Klauen.

Vergleicht man die Vorder- und die Hinterklauen miteinander, so bemerkt man zwei Unterschiede, einen der Stellung und einen der Größe: die Vorderklauen haben mehr eine Mittellage zwischen Streckung und Beugung, die Hinterklauen sind rechtwinklig zu den ersten Phalangen gestellt, steil gegen den Boden gerichtet, die Vorderklauen sind kleiner, die Hinterklauen sind größer, sowohl länger wie dicker. Es fällt in die Augen, daß die Hinterklauen stärker zu arbeiten haben müssen.

Als ich diesen Unterschied in der Stärke der Klauen zuerst wahrnahm (ich habe leider nie Gelegenheit gehabt, das Scharren der Schildkröten zu beobachten), war ich der Meinung, die Stärke der Hinterklauen müsse mit der Eiablage, dem Verscharren der Eier zusammenhängen; doch machte mich dreierlei bedenklich: erstens daß das Tier mit den Hinterbeinen, die es doch wegen des Schildes gar nicht sehen kann, eine so sorgfältige Arbeit sollte ausführen können; zweitens, daß für eine Arbeit, die nur einmal im Jahre ausgeführt wird, eine so weitgehende Anpassung

stattgefunden haben sollte; drittens, daß auch die Männchen, die doch mit der Eiablage nichts zu tun haben, an den Hinterbeinen längere Klauen haben, wie an den Vorderbeinen. Über eines habe ich mich inzwischen aus BREHMS Tierleben unterrichtet, über die sorgfältigen und mühevollen Arbeiten, welche die Schildkröte ausführt, um das Eierlager herzustellen, die Eier darin unterzubringen und zu verbergen. In das genannte Werk sind mehrere Berichte von Augenzeugen aufgenommen, welche den zeitraubenden Vorgang genau beobachtet haben. Besonders weise ich auf S. 568 der dritten Auflage hin (7. Band). Es ist ganz erstaunlich, ja geradezu unbegreiflich, wie das liegende, den Rumpf gar nicht bewegende Tier, welches seine Hinterbeine gar nicht sehen kann, ja sogar den Kopf zurückzieht, ein technisch so gutes Stück Arbeit leistet, wobei es sich in gleich merkwürdiger Weise des Schwanzes und der Hinterbeine bedient.

Die Verbreiterung der Strahlen hat eine sozusagen paradoxe Wirkung gehabt, nämlich die fast völlige Vernichtung eines Strahles, des fünften. Daß Finger und Zehen, ja ganze Strahlen verloren gehen, daran sind wir bei Säugetieren und Vögeln, namentlich den schnelllaufenden unter ihnen gewöhnt. Bei der Schildkröte aber kommt dieser Grund nicht in Betracht; sie hat nicht den Ehrgeiz, mit schnellfüßigen Tieren um die Wette zu laufen. Wenn bei ihr von den fünf Strahlen einer verdrängt wird, so ist das so, als wenn von fünf Menschen, die auf einer Bank sitzen, vier sich breit machen und dadurch den fünften von der Bank hinunterschieben. Das tritt uns bei der Testudo pardalis aufs Anschaulichste vor die Augen, indem das dünne Rudiment des fünften Metatarsale an dem fünften distalen Tarsale bis an die lateral-distale Ecke verschoben ist. Wir haben also hier einmal nicht einen teleologischen, sondern einen direkt mechanischen Grund.

Die Kürze des Fußes läßt sich gleichfalls auf die Scharrtätigkeit zurückführen, und auf die Kürze des Fußes die geringe Zahl der Phalangen (nur zwei an jedem Strahl).

In dem großen Astragalus und in den starken Klauen gelangen die beiden Tätigkeiten des Fußes der Landschildkröte zum Ausdruck. Ich erwähnte weiter oben die Möglichkeit, daß die eine dieser Tätigkeiten durch die andere beeinflußt sei. Das ist so zu verstehen, daß die langen abwärts gerichteten Klauen schuld sind an dem Fersengang. Über derartige Krallen hinweg kann man nicht gut abrollen. Deswegen werden die Zehen seitwärts gewendet und die Fersenstützung während des Hauptteiles des Schrittes beibehalten. Allerdings wird gegen Ende des Schrittes die Sohle abgehoben, und vorübergehend ist nur der vordere

Teil des Fußes mit dem Boden in Berührung, aber das ist wohl mehr nur ein Nachschieben, während die eigentliche Stützung schon wieder von dem anderen Beine besorgt wird. Ich bin indessen, wie ich oben schon eingestanden habe, über die Gangart der Schildkröten nicht völlig ins Reine gekommen. Ich wendete mich deswegen an die »Palaeobiologie« von ABEL (Stuttgart 1912) um Ergänzung meiner Kenntnisse, fand aber dort keine Unterstützung. Es findet sich zwar dort ein Abschnitt »über die Gangart der Schildkröten« (l. c. S. 255), in welchem aber nur von den Armen die Rede ist, während doch offenbar beim Stützen und Weiterschieben des Schildkrötenkörpers den Beinen die Hauptarbeit zufällt. Ja es ist sogar das dort Gesagte rein mechanisch unklar, indem es heißt: »und zwar ziehen sich die Landschildkröten durch das Aufstemmen der Arme fort«. (Das »ziehen« ist gesperrt gedruckt.) Durch Aufstemmen zieht man nicht, sondern schiebt man.

Vergleichen wir noch einmal Vogel und Landschildkröte, so finden wir Ähnlichkeiten und Unterschiede: Das obere Ende der Fibula wird von dem nach hinten gedrehten Condylus lateralis femoris zurückgedrängt bei der Schildkröte wie beim Vogel, aber der Schildkröte fehlt der Türfedermechanismus. — Der Schildkröte fehlt wie dem Vogel die Flexionsfähigkeit in der Artic. tarso-cruralis, aber die Schildkröte besitzt in diesem Gelenke Drehfähigkeit, während beim Vogel der Hintertarsus in die Tibia aufgegangen ist. — Die Schildkröte hat eine starke Abknickung in der intertarsalen Verbindung, aber noch keine Spur der hohen Spezialisierung, welche diese Verbindung beim Vogel erlangt. — Die Artic. tarso-metatarsea besitzt bei Testudo ausgiebige Flexionsfähigkeit, beim Vogel ist dieses Gelenk ganz verloren gegangen. — In den Articc. metatarsophal. der Testudo ist keine Flexionsfähigkeit vorhanden, bei den Vögeln sind dies vortreffliche Scharniergelenke. — Das Hauptinteresse bei dem Vergleiche beider Klassen liegt ja immer in der Tarsalgegend. Da ist zu bemerken, wenn ich es einmal etwas gewagt ausdrücken will, daß der Hintertarsus in der Vogelwerdung dem Vordertarsus voraus ist, insofern als bei ihm die Flexionsfähigkeit verloren gegangen ist. Aber dies ist nicht eingetreten, weil Beweglichkeit überflüssig, sondern weil Unbeweglichkeit nützlich war. Diese Unbeweglichkeit ist nicht erworben in einem Zustande, wo die Tarsalgegend wie bei den Vögeln über dem Boden, vom Boden entfernt war, sondern während und weil der Hintertarsus sich auf den Boden in eigentümlicher Weise stützte.

Schluß.

Meine Beschäftigung mit dem Schildkrötenbein hat mich auf eine Reihe von Beobachtungen und Betrachtungen geführt, die mir ursprünglich vollkommen fern lagen. Ich habe sogar gar nicht die Absicht gehabt, über diesen Gegenstand zu arbeiten. Lediglich die »Freude am Objekt«, der Wunsch, dasjenige was ich an dem in Formalin gehärteten Bein gefühlsmäßig als »lebendig« empfand, im Skelet noch deutlicher verkörpert zu sehen, bestimmte mich, die Zusammensetzung nach Form zu veranlassen. Als aber die Zusammensetzung gemacht war, ja schon während der Arbeit ging es so wie es bei solchen Arbeiten immer geht: das Präparat begann zu sprechen, antwortete auf Fragen, die gar nicht gestellt waren, stellte selber Fragen, an die niemand gedacht hatte. Dabei merkte ich, daß ich in ein aussichtsvolles Gebiet geraten war. Das formenreiche Volk der Schildkröten als Land-, Sumpf- und Seeschildkröten wird sicher manches zu berichten haben, wenn es mit derselben Methodik befragt wird, die hier angewandt wurde.

Widmung.

Sehr verehrter lieber Freund!

Ich biete Ihnen als Festgabe eine Arbeit über ein Thema der Gelenklehre, also aus einem Gebiet, welches Sie durch anhaltendes Arbeiten und Nachdenken zu einem Ihnen ganz eigenen gestaltet haben. — Die Form, welche das behandelte Problem durch meine Darstellung erfahren hat, weicht von der Form ab, die es durch andere bekommen würde. Das kann gar nicht anders sein, da in den Fragen der vergleichenden Gelenklehre morphologische und funktionelle Betrachtungen beständig durcheinanderspielen, von welchen der eine diese, der andere jene bevorzugt. — Eine Lösung einer mechanischen Aufgabe im Sinne des Mechanikers oder Maschinentechnikers ist das Mitgeteilte nicht. Das betrübt mich nicht; denn die scheinbar exakten Lösungen komplizierter Gelenkprobleme sind oft nur erkauft durch Vereinfachung, d. h. Verarmung, welche demjenigen, der sich gern an dem Reichtum organischer Bildungen erfreut, Unbehagen verursacht. Möchte das Dargebotene Ihnen so wie es ist gefallen!

(Aus dem Anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.)

Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Morphologie der Neunaugen.

I. Vorderdarm und Mundbewaffnung bei Lampetra fluviatilis und planeri.

Von

Richard Weissenberg.

Mit 20 Textfiguren und 9 Abbildungen auf Tafel 2.

(Eingegangen am 11. September 1925.)

1. Einleitung.

In einer 1925 im Zoologischen Anzeiger erschienenen Arbeit habe ich das gegenseitige Verhältnis des großen in deutschen Gewässern vorkommenden Neunauges (Lampetra fluviatilis L.) und der kleinen auf die Bäche beschränkten Form (Lampetra planeri Bloch) durch einen morphologisch-biologischen Vergleich zu klären versucht. Manches für die Unterscheidung der beiden Sorten in Grenzfällen bisher aufgestellte Merkmal hat sich dabei als unzutreffend erwiesen. Andere echte und tiefgreifende Unterschiede morphologischer und biologischer Natur — bisher nicht genügend beachtet — wurden schärfer hervorgehoben. Als wichtigstes Resultat für die Gesamtauffassung hat sich dabei ergeben, daß der so prägnante Größenunterschied beider Formen lediglich auf dem grundverschiedenen Ablauf der imaginalen Lebensperiode beruht. Dabei handelt es sich bei dem Bachneunauge weder, wie es Wajgel und C. Vogt wollten, um das Jugendstadium von fluviatilis, noch, der Schneiderschen Auffassung entsprechend, um eine einfache Kümmerform, die mit kleineren Dimensionen doch im übrigen dem Flußneunauge im Lebensablauf entsprechen würde. Das Bachneunauge stellt vielmehr

gegenüber L. fluviatilis eine sexuell frühreife Varietät dar, deren unmittelbar nach der Metamorphose eintretende Laichzeit dem Leben frühzeitig ein Ende setzt und damit alle Einrichtungen, die beim Flußneunauge auf ein längeres, mit weiterem Wachstum verbundenes Imaginalleben hinzielen, überflüssig macht.

Für die Klarstellung der ziemlich verwickelten Verhältnisse wird es zweckmäßig sein, wenn eine Anzahl der 1925 kurz mitgeteilten Befunde noch genauer beschrieben und durch Abbildungen erläutert werden. Damit soll in der vorliegenden Arbeit begonnen werden, der weitere entsprechende Beiträge folgen sollen. Es ist mir eine besondere Freude, den ersten Teil dieser Reihe, der das eigentümliche Verhalten des Vorderdarms und der Hornzähne dieser primitiven Wirbeltiere in verschiedenen Lebensabschnitten zum Gegenstand hat, dem Meister der menschlichen Anatomie an der Berliner Universität, Herrn Geheimrat Fick, zu seinem sechzigsten Geburtstag in Verehrung zu überreichen.

Ehe ich auf das eigentliche Thema eingehe, möchte ich nicht verfehlen, bei dieser Gelegenheit allen denen, die das Anatomisch-biologische Institut bei den von Herrn Prof. Keibel inaugurierten Neunaugenarbeiten durch Beschaffung von Material unterstützt haben und weiter unterstützen, hier auf das Beste zu danken. Es sind dies in und bei Berlin: Herr Lehrer Schikora, Herr Prof. Pappenheim (Zoologisches Museum), Herr Guts- und Mühlenbesitzer Kuhlmey (Werdermühle bei Niemegk i. d. M.); in Pommern: Herr Mühlenbesitzer G. W. Wolff in Kolberg; in Ostpreußen: Frl. Dr. Cords (Anatomisches Institut Königsberg) und Herr Oberfischmeister Prof. Willer (Königsberg); in Magdeburg: Herr Oberbahnhofsvorsteher a. D. Carl. Wertvolles Material junger Flußneunaugen wurde uns von der Biologischen Anstalt auf Helgoland sowie der Zoologischen Station Büsum freundlichst zur Untersuchung überlassen. Die Anfertigung der den Textfiguren zumeist zugrunde liegenden Mikrophotographien verdanke ich dem Fleiß und der Geschicklichkeit der technischen Assistentin des Anatomisch-biologischen Institutes Frl. Winkler und der Volontärin Frl. Schlegel. Die Zeichnungen auf Tafel 2 wurden von Frau Direktor E. Schultz-Hencke mit gewohnter Sorgfalt ausgeführt.

2. Vorderdarm.

In meiner 1925 im Zoologischen Anzeiger erschienenen Mitteilung habe ich bereits darauf aufmerksam gemacht, daß der Vorderdarm des Flußneunauges zur Laichzeit ein sehr eigentümliches Verhalten

aufweist, insofern sein Lumen streckenweise völlig obliteriert ist. Ich habe damals kurz angegeben, daß es sich um das oralwärts vom ersten Kiemensack gelegene Anfangsstück handelt. In der gleichen Gegend wird beim Bachneunauge der neugebildete Vorderdarm, der im übrigen im Verlaufe der Metamorphose ein Lumen erhält, niemals durchgängig. Wenn ich hier eine genauere Darstellung dieses eigentümlichen Verhaltens geben will, so wird es sich empfehlen, daß zunächst an der Hand einer Querschnittsserie durch ein Flußneunauge aus der Zeit der Laichwanderung, also aus einer Periode, in der der Vorderdarm noch durchgängig ist, die topographischen Verhältnisse dieser Gegend erläutert werden.

Fig. 1—8 stellen Ausschnitte aus 8 Querschnitten dar, die bei schwacher (23 facher) Vergrößerung mikrophotographiert und bei der Reproduktion auf $^4/_5$ verkleinert wurden, so daß eine 18,4 fache Vergrößerung herauskommt. Der in Fig. 1 abgebildete Querschnitt ist im Bereich der kaudalen Hälfte des Augapfels durch den Kopf geführt.

Oben (dorsalwärts) sind in dem Ausschnittsbild die Trabekularknorpel der Schädelbasis zu erkennen (1). Das Lumen weiter ventral (11) ist der Nasen-Gaumengang. In der Mitte ist der Pharynx zu sehen (3) und in diesem die Querschnitte der Reusenfortsätze, die vom Schlundsegel oralwärts ausgehen (4). Ventral vom Pharynx sieht man den M. hyohyoideus posterior (9), der bogenförmig die Sehne des M. longitudinalis linguae (10) umgreift. Seitlich vom Pharynx erkennt man 4 Muskelquerschnitte. Die beiden dorsalen (7) sind der M. hyomandibularisemiannularis, die beiden ventralen (8) der M. hyomandibulariglossus. Zwischen Nasengaumengang und Pharynx und an der unteren linken Ecke des Ausschnittes sind Stücke des ringförmigen Querschnittes des M. pharyngeus zu erkennen (6a und 6b).

In einem zweiten, weiter kaudalwärts folgenden Querschnitte (Fig. 2) wird der Pharynx durch das Schlundsegel (18) [Schlundsegel Fürbringer synonym: Zwischengaumensegel Nestler, inferior velum, lower velum Parker] in eine dorsale und eine ventrale Hälfte geteilt. Die erstere (13) ist der Eingang in den Vorderdarm, die letztere (14) der Eingang in den Wassergang (Bronchus). Das Verhalten der Umgebung ist größtenteils ähnlich wie in dem vorigen Querschnitt, nur mit dem Unterschied, daß dorsalwärts vom Pharynx nunmehr der Querschnitt des M. velopharyngeus aufgetreten ist (15), der nach Fürbringer von dem dorsalen Dach des M. pharyngeus nahe seinem kaudalen Rande entspringt und nun ventral- und kaudal-

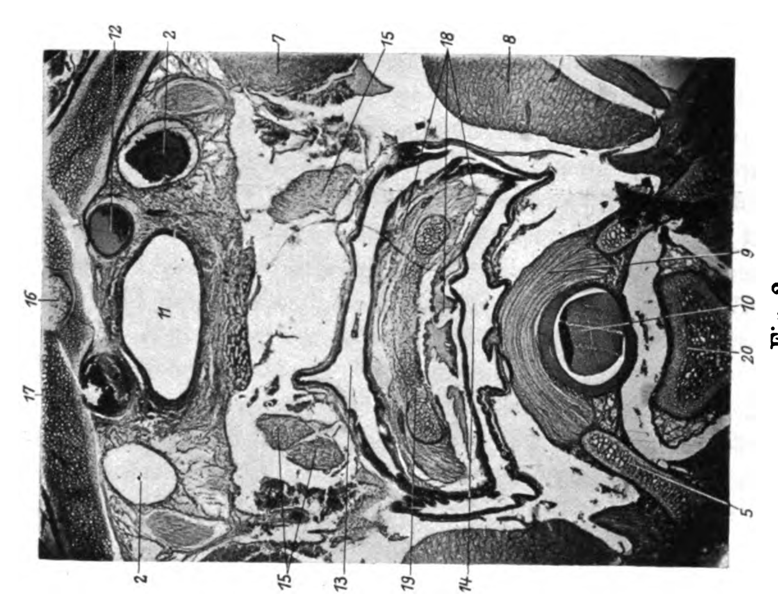


Fig. 2.

Aus der gleichen Serie wie Fig. 1. Nr. 391. Objekttr. 6, Reihe 1, Schnitt 3. Vergr. 18,4:1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

Fig. 1.

Querschnitt Kopf Flußneunauge (Dezember). Protokollnummer 391. Schnittserie K, Objekttr. 4. Reihe 3, Schnitt 1. Vergr. 18,4:1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

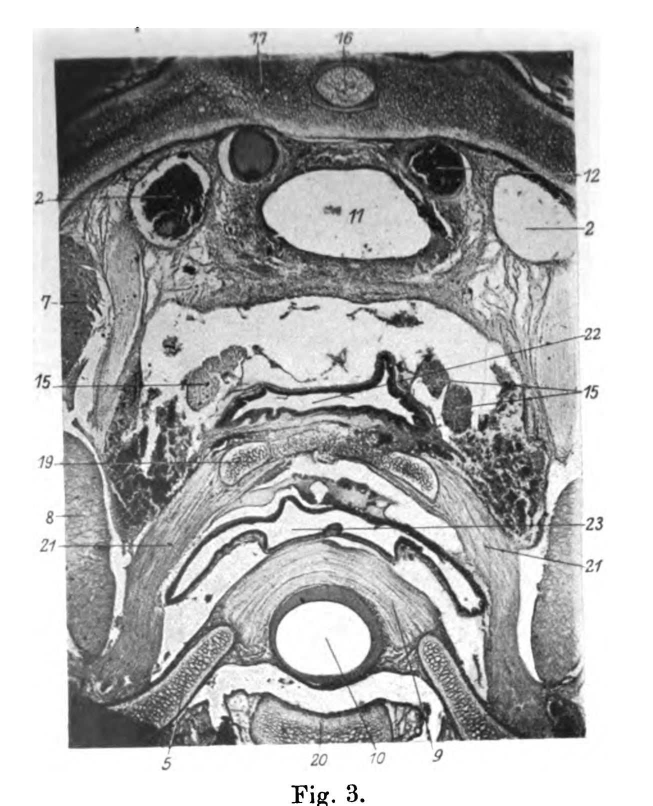


Fig. 3.

Aus der gleichen Serie wie Fig. 1. Nr. 391. Objekttr. 6, Reihe 3, Schnitt 3.
Vergr. 18,4 : 1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

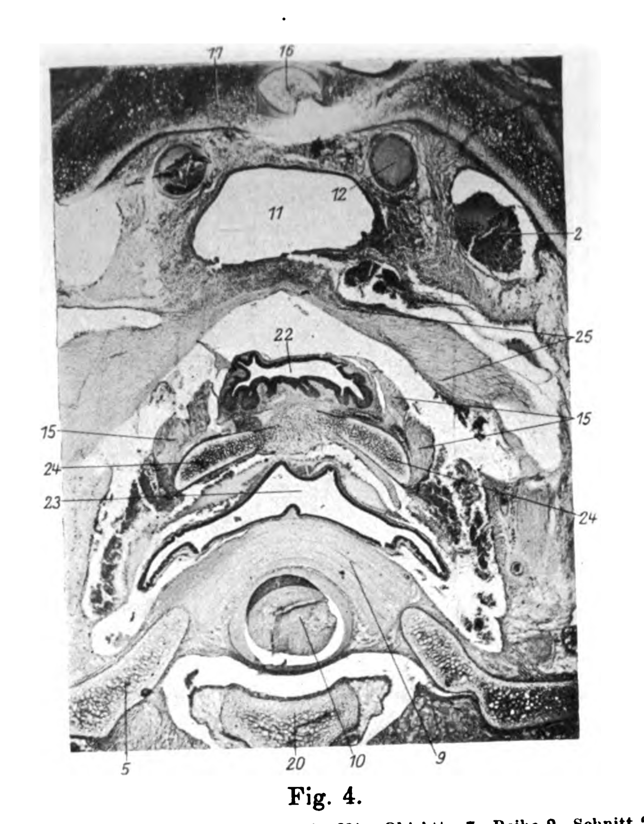


Fig. 4.

Aus der gleichen Serie wie Fig. 1. Nr. 391. Objekttr. 7, Reihe 2, Schnitt 2.
Vergr. 18,4 : 1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

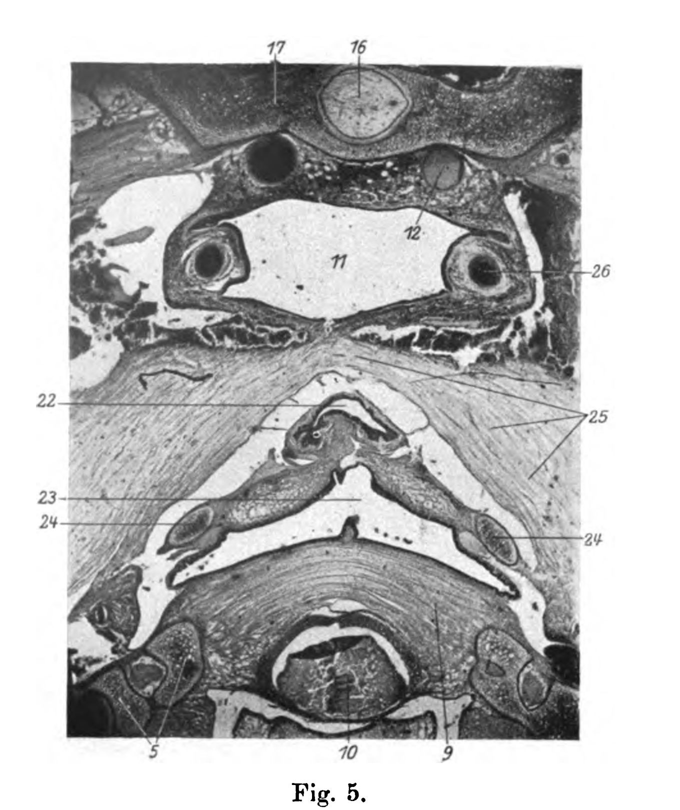


Fig. 5.

Aus der gleichen Serie wie Fig. 1. Nr. 391. Objekttr. 8, Reihe 4, Schnitt 5. Vergr. 18,4 : 1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

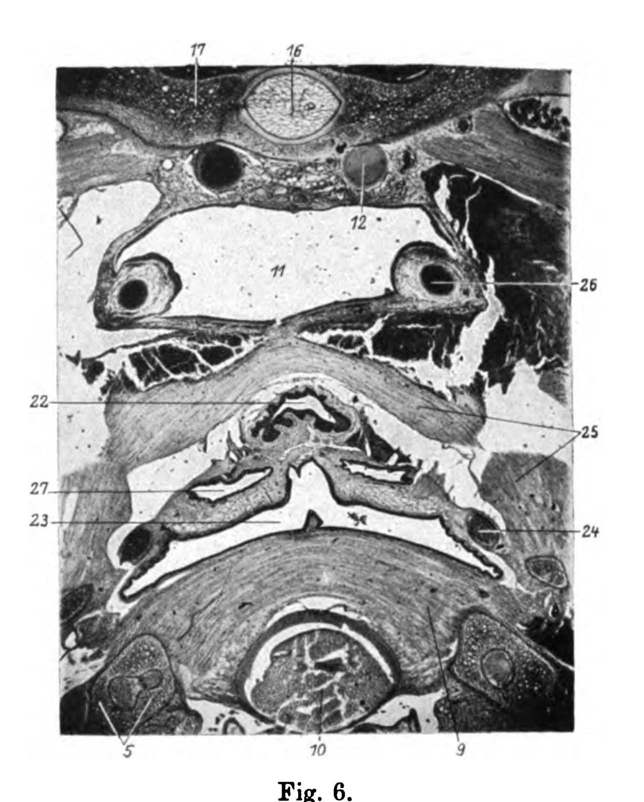


Fig. 6.

Aus der gleichen Serie wie Fig. 1. Nr. 391. Objekttr. 9, Reihe 2, Schnitt 3. Vergr. 18,4 : 1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

wärts zum Schlundsegel zieht. Von dem Knorpelapparat des Schlundsegels ist in Fig. 2 die einheitliche Knorpelplatte (19) getroffen, die von NEUMAYER als Intravelarplatte, von PARKER als intervelar shelf bezeichnet wird.

In dem nächsten, ein kleines Stück weiter kaudalwärts folgenden Querschnitt (Fig. 3) sind durch das Schlundsegel Vorderdarm (22) und Wassergang (23) nun völlig voneinander getrennt. Der M. velohyomandibularis internus (21), der vom Epihyale (PARKER) (synonym Hyomandibulare FÜRBRINGER) zur Intravelarplatte (19) zieht, ist im Längsschnitt getroffen.

In einem vierten Querschnitt, der weiter kaudalwärts folgt und bereits die Ohrkapseln trifft (Fig. 4), sieht man den Ansatz des M. velopharyngeus (15) an den beiden Knorpelspangen, in die sich die Intravelarplatte gespalten hat (24). Dorsalwärts vom Vorderdarm (22) ist der M. pharyngeus posterior aufgetreten (25), der von der Faszie des M. hyohyoideus posterior entspringt (FÜRBRINGER) und den Vorderdarm bogenförmig umgreift unter Bildung einer breiten dorsalen Raphe. Der in unserem Präparat sichtbare Spaltraum zwischen diesem Muskelbogen und dem Vorderdarm ist wohl durch Schrumpfung künstlich bedingt. Der M. pharyngeus posterior, der nach FÜRBRINGER durch seine Kontraktion den Vorderdarm »im Niveau des Schlundsegelapparates schließt«, wird uns bezüglich der zur Laichzeit eintretenden Obliteration des Vorderdarms noch genauer beschäftigen.

In dem nächsten, noch etwas weiter kaudalwärts folgenden Querschnitt (Fig. 5) stellt sich der Muskelbogen des M. pharyngeus posterior (25) erheblich mächtiger dar. Der ihn vom Vorderdarm (22) trennende Schrumpfraum erscheint schmäler. Die beiden aus der Intravelarplatte hervorgegangenen Knorpelspangen (24) sind jetzt weit auseinander gewichen.

Der in Fig. 6 abgebildete Querschnitt, der etwa durch die Mitte des Gehörorgans hindurchgeht, zeigt den Bogen des M. pharyngeus posterior (25) dem Vorderdarm (22) unmittelbar aufliegend. Ventral vom Vorderdarm sind jetzt im Bereich des Schlundsegels zwei Hohlräume aufgetreten (27), die oralwärts blind enden. Ich bezeichne sie als die Velartaschen.

Betrachten wir einen Querschnitt, der einige Schnitte weiter kaudalwärts zu folgt, (Fig. 7) so sehen wir, daß die Velartaschen (27) erheblich an Umfang zugenommen haben. Vom M. pharyngeus posterior (25) ist nur noch der kaudale Randteil getroffen. Dagegen ist jetzt

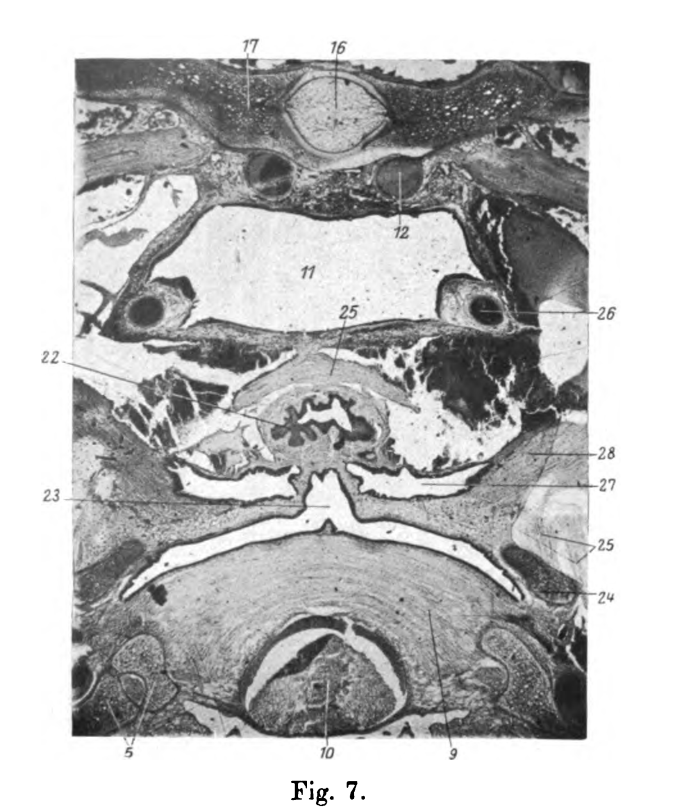


Fig. 7.

Aus der gleichen Serie wie Fig. 1. Nr. 391. Objekttr. 9, Reihe 4, Schnitt 3. Vergr. 18,4 : 1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

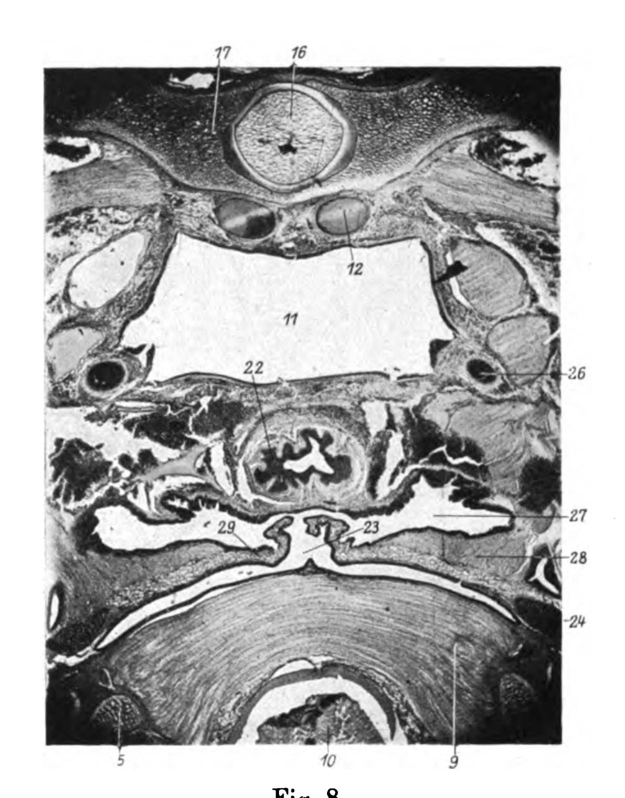


Fig. 8.

Aus der gleichen Serie wie Fig. 1. Nr. 391. Objekttr. 10, Reihe 2, Schnitt 3. Vergr. 18,4 : 1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

der M. velohyomandibularis externus (28) in die Schnittebene gefallen, der vom Epihyale (Hyomandibulare) nahe dessen Abgang vom Schädel entspringt und um die äußere Fläche des M. pharyngeus posterior diesen kreuzend zum Schlundsegel zieht.

Der letzte Querschnitt, den wir aus dieser Serie betrachten wollen (Fig. 8), zeigt die schmalen Gewebsbrücken geschwunden, die nach der Mitte zu im vorigen Bild das Lumen der Velartaschen noch voneinander und damit gleichzeitig vom Wassergang trennten. Das Schlundsegel hat damit kaudalwärts zwei nach der Mittellinie zu frei vorspringende Gewebsfalten gebildet (29), in die die Muskelbündel des M. velo-

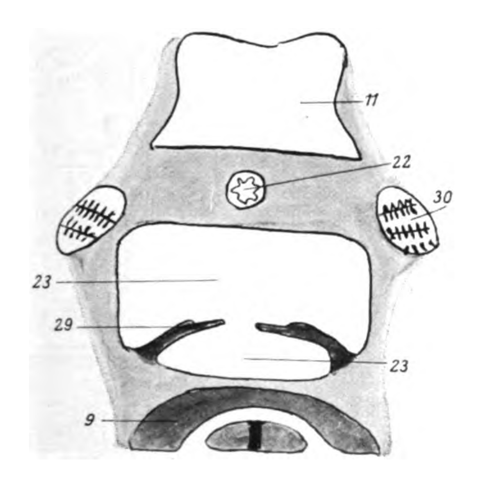


Fig. 9.

Aus einem Querschnitt durch den Kopf eines Neunauges in der Höhe des oralen Anfangsstückes des ersten Kiemensackes. Schematische Zeichnung. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

hyomandibularis externus einstrahlen und die mit Nestler als Velum im engeren Sinne des Wortes bezeichnet werden mögen. Nach Nestler handelt es sich hier um den Überrest des Velums des Ammocoetes, während der orale Teil des Schlundsegels (von Nestler als Zwischengaumensegel bezeichnet) sich nach seinen Befunden bei der Metamorphose durch Vorwachsen einer Gewebsfalte neu bildet.

Verfolgt man die Querschnittsserie weiter kaudalwärts zu, so sieht man bald, daß das Lumen oberhalb des Velums sich immer mehr ausweitet und nun den Hauptteil des Wassergangs darstellt, während die Velarfalten allmählich niedriger werden und schließlich zu unbedeutenden seitlichen Vorsprüngen am Boden des Wassergangs verstreichen (Fig. 9). Demnach muß man unterscheiden zwischen dem oralen Anfangsstück des Wassergangs, das ventral vom Schlund-

segel gelegen ist, und dem sich anschließenden Hauptteile des Wassergangs, der dorsal vom Velum des Schlundsegels gelegen ist und oralwärts die Blindsäcke der Velartaschen aussendet. Der sich ausweitende Hauptteil des Wassergangs nimmt dann etwas weiter kaudalwärts von dem in Fig. 9 abgebildeten Querschnitt die innere

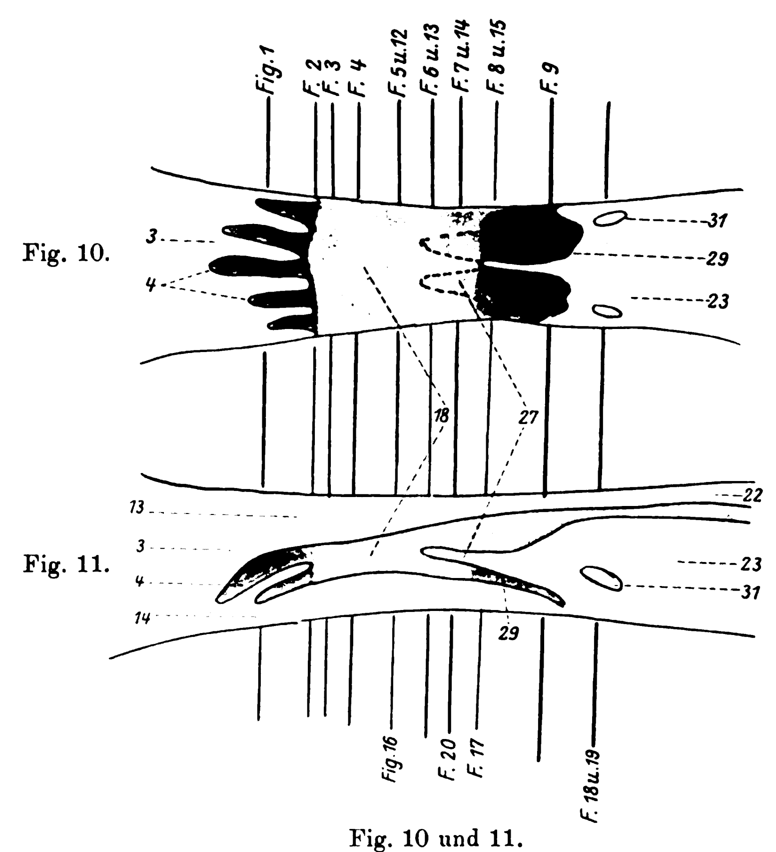


Fig. 10 und 11.

Schematische Zeichnungen des Schlundsegelapparates von Lampetra zugleich mit Markierung der Schnittebenen der in Fig. 1—9 und 12—20 abgebildeten Schnitte.

Fig. 10. Schlundsegelapparat von ventral aus gesehen nach Entfernung des Bodens des Wassergangs. Die Konturen der durch das Schlundsegel verdeckten Velartaschen sind punktiert eingezeichnet.

Fig. 11. Schematische Darstellung des sagittal durchschnittenen Schlundsegelapparates. Der Schnitt geht nicht genau median, so daß die Velartasche eröffnet ist.

Mündung des ersten Kiemensackes auf. Die etwas verwickelten Lageverhältnisse des Velarapparates, über die soeben berichtet wurde, dürften durch die schematischen Fig. 10 und 11 leichter verständlich werden, von denen Fig. 10 in Anlehnung an ein von Bütschli (Vergleichende Anatomie Teil IV, Fig. 228 B) gegebenes Schema entworfen ist.

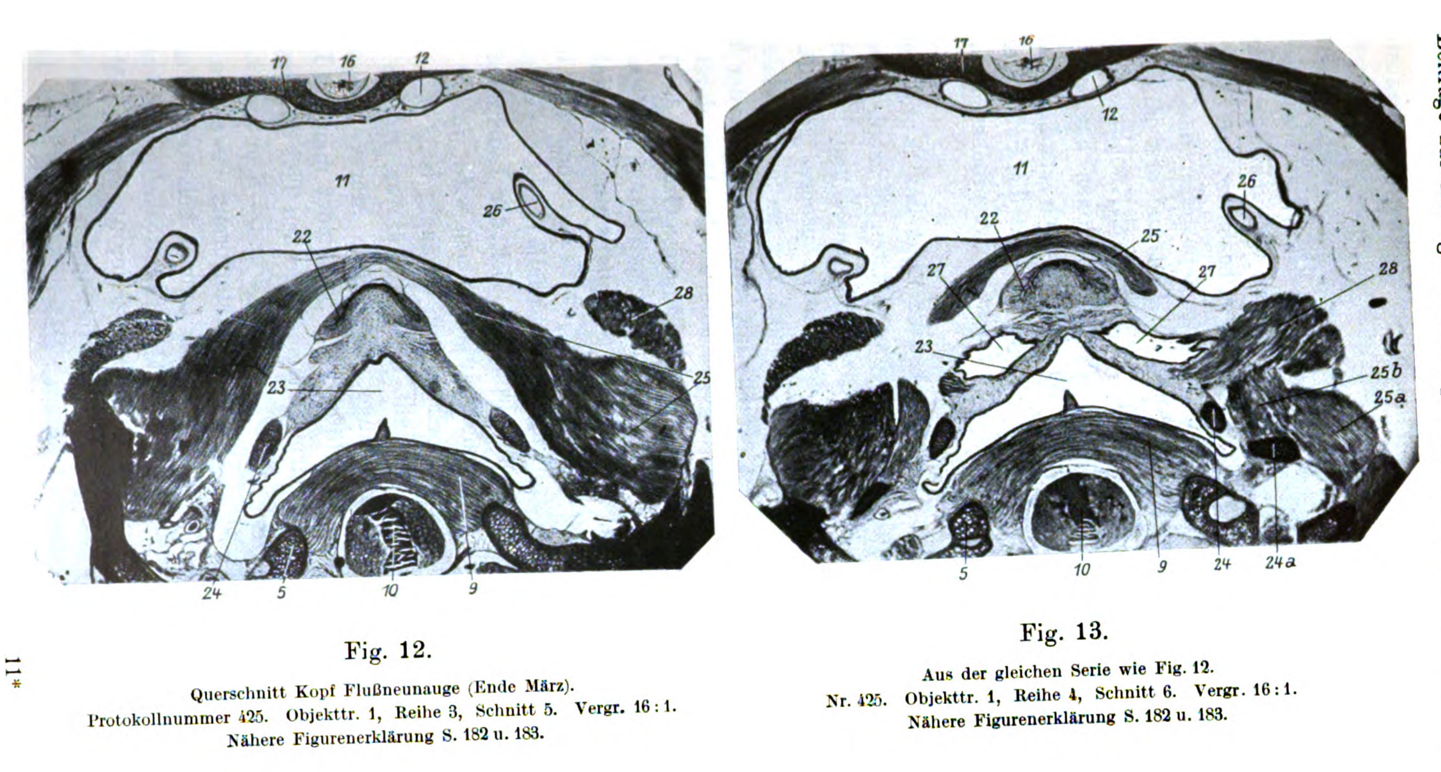


Fig. 12.

Querschnitt Kopf Flußneunauge (Ende März).
Protokollnummer 425. Objekttr. 1, Reihe 3, Schnitt 5. Vergr. 16:1.
Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

Fig. 13.

Aus der gleichen Serie wie Fig. 12.
Nr. 425. Objekttr. 1, Reihe 4, Schnitt 6. Vergr. 16:1.
Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

Was die Gestalt des Schlundrohres (Vorderdarms) anbetrifft, so kann das orale Anfangsstück (Fig. 2—4) mit einem von dorsal nach ventral zu abgeplatteten Trichter verglichen werden, dessen Mündungserweiterung pharynxwärts gerichtet ist. Das verkleinerte Kaliber des Schlundrohres in den folgenden Querschnitten (Fig. 5—8) entspricht dem Trichterrohr. Dabei ist zu beachten, daß das Schlundrohr zunächst, so lange der M. pharyngeus posterior darüber hinwegzieht (Fig. 5—7), dorsoventral abgeplattet ist und erst im letzten der mikrophotographierten Querschnitte (Fig. 8) durch Zunahme des Höhendurchmessers eine mehr runde Form anzunehmen beginnt. Etwas weiter kaudalwärts, wenn der Wassergang sich erweitert hat und der erste Kiemensack im Schnitt erscheint, hat das Schlundrohr die Abplattung völlig verloren und erscheint ausgesprochen kreisförmig (Fig. 9).

In allen vorgeführten Querschnitten zeigt das Schlundrohr ein freies Lumen. Allerdings ist in den letzten Mikrophotogrammen (Fig. 6—8) auffällig, daß die Grenze von Lumen und Epithel nicht überall parallel zu den Falten der Tunica propria verläuft. Das geschichtete Plattenepithel stellt nämlich nur an der dorsalen und ventralen Fläche eine Auskleidung dar, die die Falten der Tunica propria wiederholt. Seitlich dagegen sind die Buchten durch dicke Epithellager völlig ausgefüllt. Da ich für diese Gegend des Vorderdarms ähnliche Bilder auch schon bei jüngeren Exemplaren gefunden habe, deren Darminhalt bewies, daß ihr Schlundrohr noch als Nahrungskanal funktionierte, so scheint es sich jedoch hier noch nicht um den Beginn der Obliteration zu handeln. Jedenfalls ergibt die vorgeführte Serie also klar, daß das Schlundrohr zur Zeit der Laichwanderung, obwohl jetzt keine Nahrung mehr aufgenommen wird, in der Partie oralwärts vom ersten Kiemensack frei durchgängig ist.

Vergleicht man hingegen mit den vorgeführten Bildern Querschnitte durch ein Flußneunauge, das Ende März, also wenige Wochen vor der Laichzeit, getötet wurde, so findet man das Lumen des Schlundrohres (Vorderdarms) in einem großen Teil der beschriebenen Gegend, nämlich in dem kaudalen, Fig. 5—8 entsprechenden Gebiet, völlig obliteriert. Nur das trichterförmig erweiterte orale Anfangsstück (vgl. Fig. 2—4) hat sein Lumen behalten. Von der Höhe eines Fig. 5 entsprechenden Querschnittes ab, also von der Gegend ab, in der der M. pharyngeus posterior als kräftiger Muskelbogen die dorsale Fläche des Vorderdarms umgreift, ist eine völlige Verlegung des Lumens eingetreten. Dies zeigen die Fig. 12, 13,

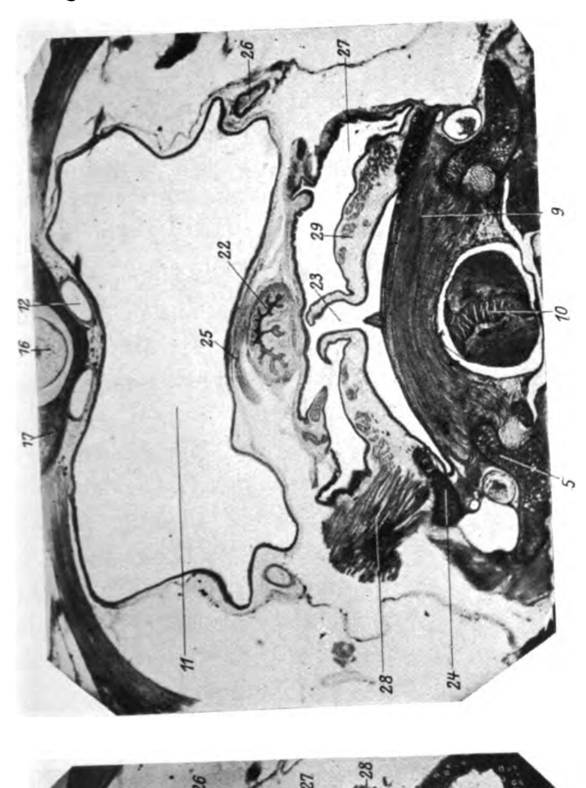


Fig. 15.

Aus der gleichen Serie wie Fig. 12. Nr. 425. Objekttr. 1, Reihe 6, Schnitt 4. Vergr. 16:1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.



Fig. 14.

Aus der gleichen Serie wie Fig. 12. Nr. 425. Objekttr. 1, Reihe 5, Schnitt 4. Vergr. 16:1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

14, 15, von denen Fig. 12 in der Schnittführung Fig. 5 entspricht, Fig. 13 mit Fig. 6, Fig. 14 mit Fig. 7, Fig. 15 schließlich mit Fig. 8 zu vergleichen ist. Da es sich hier um mit Eosin gefärbte Schnitte handelt, während in der ersten Serie als Plasmafärbung Chromotrop verwendet wurde, so treten in den Fig. 12—15 die Muskelzüge dunkler hervor.

Stärkere Vergrößerungen zeigen, daß es sich bei dem Lumenschwund des Vorderdarms nicht etwa nur um eine einfache Aneinanderlagerung der Wände, sondern um eine völlige Ausfüllung des Lumens durch Epithelwucherung handelt. Es sei dies durch Fig. 16 und 17 belegt, von denen Fig. 16 den in Fig. 12 ganz schwach vergrößerten Schnitt bei etwas stärkerer Vergrößerung zeigt. In noch stärkerer Vergrößerung (96fach) wiederholt Fig. 17 das in Fig. 15 gegebene Übersichtsbild. Bei dem Vergleich von Fig. 16 und 17 mit der schwach vergrößerten Serie ist zu beachten, daß die stärkeren Vergrößerungen sich zu den Übersichtsbildern wie Spiegelbilder verhalten infolge Umkehrung der Objektträger bei der mikrophotographischen Aufnahme.

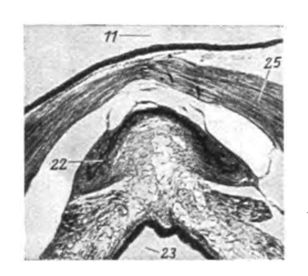


Fig. 16.
Stärkere Vergrößerung von Fig. 12 (27 : 1). Obliteration des Vorderdarms.

Geht man in der Querschnittsserie noch etwas weiter kaudalwärts, so tritt, bald nachdem die Muskelbündel des M. pharyngeus posterior nicht mehr dorsal vom Vorderdarm angetroffen werden und seitlich der erste Kiemensack im Schnitt erschienen ist, das Lumen im Vorderdarm wieder auf. Es ist dies die Gegend, in der der Querschnitt des Vorderdarms (Schlundrohrs) nicht mehr abgeplattet, sondern rund erscheint (vgl. Fig. 9).

Ein ganz ähnliches Verhalten findet man nun, wie bereits einleitend hervorgehoben, auch bei Lampetra planeri nach beendeter Metamorphose. Bekanntlich stellt zum Beginn der Verwandlung beim Bachneunauge der neugebildete Vorderdarmteil einen soliden Epithelstrang dar. Ein Lumen bildet sich in ihm erst in den nächsten Monaten, und zwar bleibt dasselbe, wenn wir hier nur den Vorderdarm der Kiemenregion berücksichtigen, längere Zeit auf das kaudalwärts vom ersten Kiemensack folgende Stück beschränkt. Im Bereich des ersten Kiemensackes wird der Vorderdarm Anfang Oktober, also $2^1/_2$ Monate nach Metamorphosebeginn, noch völlig solid gefunden. Selbst im nächsten Frühjahr, Anfang März, also $1^1/_2$—2 Monate vor

der Laichzeit, ist die Lumenbildung hier noch nicht völlig beendet. Auf Querschnitten findet man jetzt, wie Fig. 18 zeigt, ein kleines zentrales Lumen noch von einer dicken Epithelmasse umgeben, deren äußere Begrenzung den Längsfalten der Tunica propria entsprechend eingebuchtet ist. Gegen Ende der Laichzeit ist in dieser dem ersten Kiemensack entsprechenden Gegend dann das Lumen völlig ausgebildet, wie durch Fig. 19 belegt wird. Der Vorderdarm stellt hier nunmehr ein dünnwandiges Rohr mit weitem Lumen dar, das den von einem dünnen Epithelüberzug bekleideten Falten der Tunica propria entsprechend mit Ausbuchtungen versehen ist.

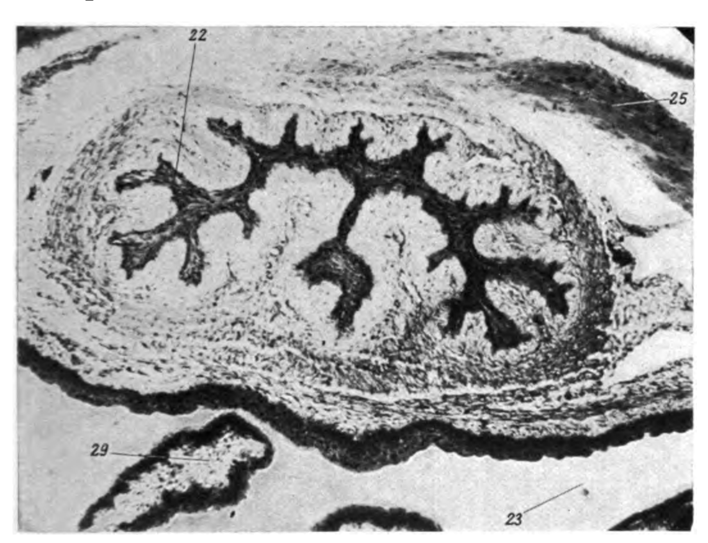


Fig. 17.
Stärkere Vergrößerung von Fig. 15 (96 : 1). Obliteration des Vorderdarms.

Wir sehen also, daß beim Bachneunauge im Bereich des ersten Kiemensackes die Lumenbildung im Vorderdarm zwar sehr verspätet, aber schließlich doch vollständig eintritt. Gehen wir nun aber noch weiter oralwärts, so finden wir, daß ungefähr in der gleichen Gegend, in der beim laichreifen Flußneunauge das Lumen sekundär durch Obliteration geschwunden ist, beim laichreifen Bachneunauge der primäre Epithelverschluß bestehen bleibt. Es wird dies durch den in Fig. 20 abgebildeten Querschnitt belegt, der in der Höhe der Velartaschen durch den Kopf eines laichreifen planeri-Weibchens geführt ist. Somit besteht beim Bachneunauge die eigentümliche Tatsache, daß der Vorderdarm bis zur Laichzeit und damit bis zum physiologischen Ende des Lebens überhaupt nicht durchgängig wird.

Auf dieses sehr merkwürdige Verhalten des Vorderdarms des Bachneunauges hat zuerst Keibel (1925) aufmerksam gemacht. In

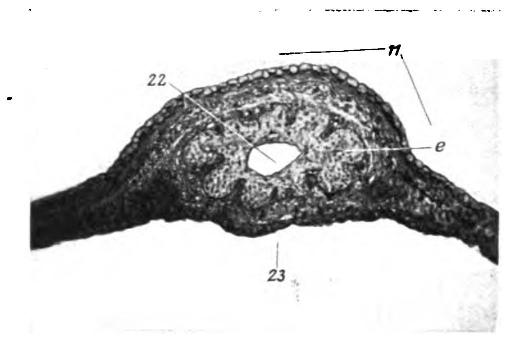


Fig. 18.
Querschnitt durch den Vorderdarm eines Bachneunauges (Anfang März). Protokollnummer 421. Schnittserie K, Objekttr. 13, Reihe 2, Schnitt 8. Vergr. 120:1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

dem Eröffnungsvortrag der Anatomischen Gesellschaft hat er erstens das späte Fortschreiten der Lumenbildung im Vorderdarm nach dem

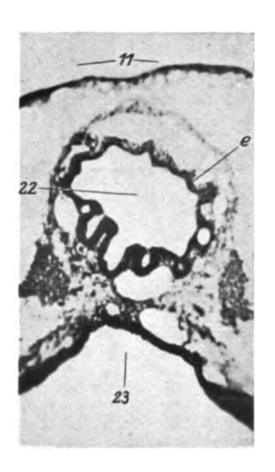


Fig. 19.
Querschnitt durch den Vorderdarm eines Bachneunauges (Mitte Mai). Protokollnummer (25) 43. Schnittserie K, Objekttr. 4, Reihe 5, Schnitt 6. Vergr. 120:1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

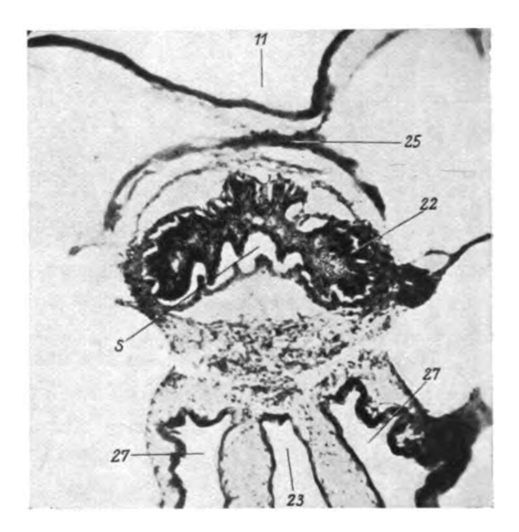


Fig. 20.
Aus der gleichen Serie wie Fig. 19. Objekttr. 4, Reihe 1, Schnitt 2. Vergr. 120:1. Nähere Figurenerklärung S. 182 u. 183.

kranialen Ende zu beschrieben und zweitens für laichreife Bachneunaugen die wichtige Feststellung gemacht, daß ein kurzes Stück überhaupt unwegsam bleibt.

Präparate von metamorphosierenden Bachneunaugen, die im Bereich des ersten Kiemensacks und oralwärts davon den Vorderdarm als soliden Strang, weiter kaudalwärts dagegen als durchgängiges Rohr zeigen, haben übrigens, wie die Fig. 170 und 173—175 im zweiten Band der Vergleichenden Anatomie von VOGT und YUNG beweisen, zweifellos auch schon C. VOGT vorgelegen. Da er jedoch in dem Irrtum befangen war, daß Bachneunaugen identisch mit jungen Flußneunaugen wären, so hat er als selbstverständlich angenommen, daß der Epithelverschluß sich am Ende der Metamorphose lösen würde und einfach von einem »jugendlichen Exemplar« des Flußneunauges gesprochen, »dessen innere Organe teilweise noch Übergangsbildungen zeigen«[1]. Die Umwandlung des soliden Epithelstranges in ein Rohr, die VOGT auf Grund seiner irrtümlichen Voraussetzung mit fortschreitender Metamorphose erwarten mußte, würde tatsächlich nur in der Höhe des ersten Kiemensackes (entsprechend den VOGTschen Fig. 170B, 173, 174) eingetreten sein, aber nicht weiter oralwärts in der Höhe der Velartaschen, VOGTS Fig. 175 entsprechend.

Als das Anatomisch-biologische Institut Berlin im Frühjahr 1925 eine größere Anzahl lebender Bachneunaugen erhielt, wurde nur ein Teil der Tiere zur Laichzeit für künstliche Befruchtung verwendet und dabei getötet. Eine Anzahl Exemplare wurde im Aquarium unter möglichst natürlichen Bedingungen weiter gehalten, wobei es zum Teil zu Kopulationen und zum Ablaichen kam. Nur wenige Exemplare überlebten die Laichzeit noch um einige Wochen, die meisten gingen bald nach ihr zugrunde, teils an Entkräftung, teils an Pilzinfektionen, gegen die sie vor der Laichzeit widerstandsfähig gewesen waren. Somit kann ich nur durchaus die von maßgebenden Autoren wie A. MÜLLER und LOMAN vertretene Auffassung teilen, nach der der Laichakt bei den Bachneunaugen dem physiologischen Ende ihres Lebens entspricht. Bei einem Weibchen, das ausnahmsweise nach dem Ablaichen der meisten Eier noch ein »Greisenalter« von 40 Tagen erlebte und das schließlich an einem Ascites zugrunde ging, wurde nun besonders auf das Verhalten des Vorderdarms geachtet. In der Schlundsegelregion war die Lumenbildung im Vorderdarm

---

[1] Aus dem kleinen Kaliber des Darmes in den VOGTschen Figuren und insbesondere aus der geringen Zahl der Oozyten, die im Querschnitt durch das Ovarium in Fig. 187 getroffen sind, geht klar hervor, daß die betreffenden Schnitte tatsächlich von Bachneunaugen und nicht von metamorphosierenden Flußneunaugen stammen.

gegenüber der Laichzeit nicht wesentlich fortgeschritten. Insbesondere unter dem Hauptteil des Muskelbogens des M. pharyngeus posterior (vgl. Fig. 5 und 6 bzw. 12 und 13) erwies sich auch bei diesem Exemplar der Vorderdarm als völlig undurchgängig.

Nach diesen Erfahrungen ist es mir, wie ich bereits in meiner Mitteilung von 1925 betont habe, höchst unwahrscheinlich, daß Bachneunaugen in ihrem »Greisenalter« noch ein Durchgängigwerden und Infunktiontreten des Schlundrohres erleben sollten. Die merkwürdigen Angaben von Kammerer und Schreitmüller, nach denen metamorphosierte Bachneunaugen noch 1—2 Jahre im Aquarium gelebt und in dieser Zeit Würmer, Schnecken und Insektenlarven gefressen, ja sogar Frösche und kleine Fische angefallen haben sollen, dürften vielmehr auf Beobachtungsfehlern beruhen. Somit wird daran festgehalten werden können, daß der charakteristische Unterschied von Bach- und Flußneunauge darin besteht, daß ersterem die Möglichkeit fehlt, als verwandeltes Tier noch Nahrung aufzunehmen. Beim Bachneunauge kommt damit die imaginale Wachstumsperiode gänzlich in Fortfall, die das Flußneunauge zu einem Tier mit so viel mächtigeren Dimensionen werden läßt, obwohl fluviatilis zur Zeit der Verwandlung offenbar keineswegs größer ist als ein metamorphosierendes Bachneunauge.

Fassen wir das über das eigentümliche Verhalten des Vorderdarms der laichreifen Neunaugen Ermittelte zusammen, so hat sich also ergeben, daß sowohl beim laichreifen Flußneunauge wie beim reifen Bachneunauge der Vorderdarm kaudal von der trichterförmigen Erweiterung des Eingangs einen lumenlosen Strang darstellt, dessen Epithelblätter fest verlötet sind. Die Genese dieses Zustandes ist aber in beiden Fällen grundverschieden. Während es sich beim Flußneunauge um die sekundäre Obliteration eines vorher als Nahrungsleitungsrohr funktionierenden Hohlschlauches handelt, ist beim Bachneunauge die Entwicklung des ursprünglich solide angelegten Vorderdarmes zum Hohlschlauch an dieser Stelle nicht völlig durchgeführt.

Hätte man den Vorderdarmbefund des Flußneunauges nicht zum Vergleich, so würde man leicht dazu geführt werden, das Verhalten des Bachneunauges im Sinne eines Geschlechtsreifwerdens auf unfertiger Entwicklungsstufe zu deuten. Eine solche Auffassung ist aber offensichtlich unrichtig. Indem beim Bachneunauge die Lösung des Epithelverschlusses unterbleibt, erreicht sein Vorderdarm eine dem Reifestadium von fluviatilis entsprechende Endausbildung. Da der Epithelverschluß nach meinen Befunden im Verlauf der Meta-

morphose von planeri auch nicht vorübergehend aufgehoben wird, so tritt hier das Stadium des offenen Vorderdarms, das bei fluviatilis die imaginale Wachstumsperiode des Raubtiers ermöglicht, auch nicht einmal mehr andeutungsweise in der Entwicklung auf. Es wird also beim Bachneunauge die Endausbildung des Vorderdarms erreicht unter völligem Überspringen des eine Funktion allein ermöglichenden offenen Stadiums. Weitere Untersuchungen an anderen Petromyzonten, z. B. dem amerikanischen Bachneunauge Lampetra wilderi oder an Petromyzon marinus, werden zeigen müssen, ob es sich bei dem Epithelverschluß des Vorderdarms im laichreifen Zustand um eine nur auf Fluß- und Bachneunauge beschränkte Besonderheit oder um eine bei den Petromyzonten weiter verbreitete Eigentümlichkeit handelt.

Daß der Vorderdarmverschluß den Tieren in der Laichperiode einen Nutzen bieten sollte, ist nicht recht einzusehen. Wahrscheinlicher ist es, daß es sich beim Flußneunauge einfach um eine Inaktivitätsveränderung des Vorderdarms handelt, die auch beim Bachneunauge, das zweifellos gegenüber fluviatilis die abgeleitete Form darstellt (vgl. WEISSENBERG 1925, S. 306), im Entwicklungsgang fest verankert wurde und somit hier gewissermaßen als historische Reminiszenz im Reifestadium auftritt.

Mechanisch ist es ziemlich gut verständlich, daß gerade die beschriebene Region eine Prädilektionsstelle für das Zustandekommen eines Epithelverschlusses bzw. für das Erhaltenbleiben einer Epithelverlötung darstellt. Denn während vom Bereich des ersten Kiemensackes ab das Schlundrohr auf dem Querschnitt rund erscheint, ist es in der kritischen Gegend (vgl. Fig. 5—8 und 12—15) dorsoventralwärts abgeplattet. Inwieweit das durch Eigenform, inwieweit durch Druck der Umgebung bzw. durch Spannungszug bedingt ist, mag zunächst dahingestellt bleiben. Jedenfalls kann, wenn wir von dem Zustand bei fluviatilis ausgehen, die platte Form leicht zu einer Berührung der dorsalen mit der ventralen Wand führen, wenn keine Nahrung hindurchpassiert. Außerdem zeigt die Epithelausfüllung der Buchten (vgl. oben S. 164 sowie Fig. 5—8), daß an und für sich hier der Anbau des geschichteten Plattenepithels relativ zu seiner Abnutzung beträchtlich ist. Die Bedingung für das Eintreten der Obliteration dürfte dann gegeben sein, wenn der Vorderdarm durch Aneinanderrücken von M. pharyngeus posterior und Schlundsegel komprimiert wird. Für das Zustandekommen einer solchen Pressung scheinen mir weniger die drei Schlundsegelmuskeln in Betracht zu kommen, von denen der M. velopharyngeus und M. velohyomandibularis externus als Heber,

der M. velohyomandibularis internus als Senker des Schlundsegels und seines Reusenapparates beschrieben worden sind, als eine Kontraktion des M. pharyngeus posterior. Eine solche Annahme liegt um so näher, als aus den Schnittserien hervorgeht, daß ein Teil der kaudalen Fasern des Muskels an einem Fortsatz der kaudalen Knorpelspangen der Intravelarplatte entspringt (vgl. Fig. 13, in der diese Fasern mit 25b, der Knorpelfortsatz mit 24a bezeichnet ist)[1]. Eine Dauerkontraktion dieser Fasern müßte unmittelbar die Kompression des Vorderdarms durch Andrücken der Intravelarplatte gegen den Muskelbogen des M. pharyngeus posterior zur Folge haben. Auf die auffällige Tatsache, daß die Verschlußstelle ziemlich genau mit dem Verlauf dieses Muskels zusammenfällt, wurde bereits oben (S. 164 und 170) aufmerksam gemacht. Es lassen sich also verschiedene Gründe dafür anführen, daß die beschriebene Gegend für das Zustandekommen bzw. Erhaltenbleiben eines Epithelverschlusses im Vorderdarm prädestiniert ist.

Eine Nahrungsaufnahme durch den Darmkanal ist somit beim laichreifen Bach- und Flußneunauge anatomisch unmöglich. Während das letztere von den in der imaginalen Wachstumsperiode durch das Anfressen von Fischen gewonnenen Reservestoffen zehrt, wird die Lebensenergie des Bachneunauges vom Beginn der Metamorphose ab bis zur Laichzeit, also 10 Monate hindurch, offenbar lediglich von den Reservestoffen bestritten, die bei der Schlammnahrung des Querders gewonnen wurden. Unmittelbar nach der Laichzeit ist diese Lebensenergie erschöpft und die Bachneunaugen gehen an Entkräftung zugrunde. Wie lange Flußneunaugen die Laichzeit überleben können und wie sich ihr Vorderdarm dabei verhält, bedarf weiterer Untersuchung (vgl. Weissenberg 1925, S. 301). Zweifellos kann es sich auch beim Flußneunauge in einem solchen Falle nur um ein »Greisenalter« handeln. Denn die Gonaden sind hier wie beim Bachneunauge nur auf eine einzige Laichperiode eingerichtet. Was nach dem Ausstoßen der Geschlechtsprodukte in den Gonaden zurückbleibt, sind nicht Stammzellen von Keimzellen, sondern nur Hüllzellen.

[1] Fürbringer gibt über den Verlauf des M. pharyngeus posterior folgendes an: »Er entspringt jederseits von der Faszie des M. hyohyoideus posterior nahe dessen vorderem Ende. Seine Fasern ziehen bogenförmig dorsalwärts und nach innen, um sich mit jenen der andern Seite durch Vermittlung einer ziemlich breiten, dorsalen Raphe zu vereinigen.« Über die Funktion des Muskels sagt Fürbringer, indem er statt »Vorderdarm« den Ausdruck »Pharynx« verwendet: »Er schließt den Pharynx im Niveau des Schlundsegelapparates.«

3. Mundbewaffnung.

In den systematischen Werken und Bestimmungstabellen findet sich gewöhnlich die Angabe, daß Lampetra planeri durch stumpfe, L. fluviatilis durch spitze Zähne, insbesondere des Unter- und Oberkiefers, charakterisiert sei. So wird diese Ansicht von so maßgebenden Autoren wie v. SIEBOLD (1863), BENECKE (1881), BERG (1906), LOMAN (1912) vertreten. Auch RAUTHER (1924) bringt in Fig. 680 des Cyclostomenbandes von BRONNS Klassen und Ordnungen einen Neunaugenkopf mit spitzen Zähnen als typisches Bild für fluviatilis und stellt ihm einen etwa ebenso großen Kopf mit stumpfer Mundbewaffnung als charakteristische Abbildung einer »Riesenform von planeri« gegenüber. Allerdings haben einige Autoren auch schon darauf aufmerksam gemacht, daß die oben gegebene Formulierung des Artunterschiedes nicht immer zutreffe. So gibt FATIO (1890) an, daß die Zähne des Flußneunauges zwar in der Regel spitz wären, gelegentlich aber auch stumpf, ähnlich wie beim Bachneunauge, gefunden würden. Auch bringt er in seiner Fig. 24 ein Bild von stumpfen Ober- und Unterkieferzähnen von fluviatilis mit der Bemerkung in der Figurenerklärung: »Dents maxillaires sup. et inf. (moins pointues que d'ordinaire).« Ebenso machen VOGT und HOFER (1909) bei der Beschreibung des Flußneunauges darauf aufmerksam, daß bezüglich der Zuspitzung der Zähne eine große Variabilität herrsche, so daß man nicht selten ganz abgestumpfte Zähne finde. Am weitesten ist in der Kritik des proklamierten Artunterscheidungsmerkmals SCHNEIDER gegangen. So heißt es in seiner Arbeit von 1879: »Die stumpfe Form der sogenannten Oberkiefer- und Unterkieferzähne kommt bei der großen und kleinen Varietät Petromyzon planeri und fluviatilis vor, sie rührt von der größeren und geringeren Abnutzung der Zähne her. Da die Zähne periodisch abgeworfen werden und neue entstehen, so braucht man nur Exemplare zu untersuchen, welche die alten Zähne abwerfen wollen, die darunter liegenden neugebildeten sind immer spitz.« Demnach würde nach SCHNEIDER einerseits die stumpfe Zahnform außer bei planeri auch bei fluviatilis vorkommen können, andererseits die spitze Form bei noch nicht abgenützten Zähnen ebenso beim Flußneunauge wie beim Bachneunauge zu erwarten sein. Der auf die Bezahnung gegründete Artunterschied mußte demnach SCHNEIDER in doppelter Beziehung verwischt erscheinen. In der Tat ist für die erwähnten Autoren die Abweichung, die sie von der als Regel proklamierten Bezahnungsform fanden, einer der Hauptgründe gewesen, die

Artentrennung von planeri und fluviatilis zu leugnen bzw. anzuzweifeln. Daß ungeachtet dieser Einwendungen bis in die neueste Zeit in den maßgebenden systematischen Werken an dem proklamierten Unterscheidungsmerkmal der Zahnform für die beiden Arten bzw. Varietäten festgehalten wird, wurde bereits oben hervorgehoben.

Nach meinen eigenen Befunden, deren Ergebnis ich ganz kurz bereits 1925 mitgeteilt habe, liegen die Verhältnisse folgendermaßen. Ich finde das Vorkommen ausgesprochen spitzer Zähne unter den beiden Neunaugenarten einzig und allein auf fluviatilis beschränkt. Doch ist hier die spitze Zahnform lediglich in der imaginalen Wachstumsperiode und beim Aufsteigen in die Flüsse in den ersten Wochen der Laichwanderung vorhanden. Im weiteren Fortschreiten der Vorlaichperiode dagegen und beim reifen Tier tritt an Stelle der spitzen eine ausgesprochen stumpfe Zahnform. Demgemäß zeigt ein junges Flußneunauge, das mit einer Länge von 16,8 cm offenbar wenige Monate nach der Metamorphose im Beginn der imaginalen Wachstumsperiode steht, exquisit scharfe Zähne, wie die Abb. 3 und 4 auf Tafel 2 beweisen. Das nicht so leicht zu beschaffende Material junger Flußneunaugen aus dem Meere verdankt das Anatomisch-biologische Institut der Biologischen Anstalt auf Helgoland sowie der zoologischen Station Büsum. Hier handelt es sich um ein Exemplar, das Ende Juli 1922 in der Nordsee gefangen worden ist. Die Spitze des Kopfes wurde in der Höhe der Oberkieferzähne durch einen Querschnitt abgetrennt. Abb. 3 zeigt die Ansicht genau von vorn, d. h. von rostral her. Abb. 4 dagegen gibt eine Ansicht von ventral, wobei das Tier ein wenig nach rechts gedreht ist. Durch den Rasiermesserschnitt waren beide Oberkieferzähne quer durchtrennt worden. In Abb. 3 ist der rechte Oberkieferzahn beim Zeichnen auf seine Schnittfläche wieder aufgesetzt worden. In den beiden Abbildungen tritt die nadelscharfe Beschaffenheit der Unterkieferzähne (*uk*) sowie die spitze Form des Oberkieferzahnes (Abb. 3 *ok*) und der Seitenzähne (*s*) deutlich hervor. Abb. 4 zeigt außerdem die vorderen und die hinteren Zungenzähne (*vz* und *hz*), die sich ebenfalls durch ihre zugespitzte Gestalt auszeichnen.

Eine ähnliche Beschaffenheit bieten nun die Zähne von fluviatilis auch noch, wenn die Laichwanderung beginnt. Beim Aufsteigen in die Flüsse im Herbst gefangene Flußneunaugen besitzen noch ausgesprochen spitze Zähne und stoßen z. B., wenn sie einige Wochen im Aquarium gehalten werden, Unterkieferzahnkappen ab, die noch eine so spitze Zahnform aufweisen, wie es Abb. 5, Tafel 2 demon-

striert. Untersucht man beim Beginn der Laichwanderung gefangene Flußneunaugen indessen nach einem Aquariumsaufenthalt von mehreren Wochen und Monaten, so findet man an Stelle der spitzen Zähne an den Hornplatten des Ober- und besonders des Unterkiefers mehr oder minder ausgesprochen stumpfe Zähne. Abgestoßene Unterkieferzahnkappen aus dieser Periode, die vom Boden des Aquariums aufgelesen wurden, sind in Abb. 6 und 7, Tafel 2 abgebildet. Die Zähne von Abb. 7 sind nicht ganz so stumpf wie bei dem in Abb. 6 dargestellten Präparat. Während ferner Abb. 6 das typische Bild von einem Mittelzahn und jederseits drei seitlichen Unterkieferzähnen darstellt, zeigt Abb. 7 eine nicht seltene Anomalie. Der erste linke Seitenzahn ist hier durch zwei Zähne ersetzt.

Bei reifen Exemplaren zur Laichzeit habe ich an unserem ziemlich großen fluviatilis-Material, das teils in der Elbe, teils in der Persante gefangen war, stets eine ausgesprochen stumpfe Kieferzahnform gefunden.

Es fragt sich nun, wie der im Laufe des Winters eintretende Wechsel der Zahnform zu erklären ist. Handelt es sich hier um eine Abnutzungserscheinung an den Zähnen im Sinne von Schneider etwa durch Reibung der Zähne an Steinen bzw. den Wänden des Aquariums? Wenn das zutrifft, so müßten frisch gewechselte Zähne, ganz wie es Schneider behauptet hat, unmittelbar nach dem Abstoßen der alten Zahnkappe die spitze Form zeigen. Oder sind die nach dem Aussetzen der Nahrungsaufnahme zur Ausbildung gelangenden Zähne von vornherein stumpf angelegt?

Nachdem meine Aufmerksamkeit einmal auf diesen Punkt gelenkt war, fiel es nicht schwer, hier zu einer Entscheidung zu gelangen. Wie sogleich gezeigt werden wird, fällt dieselbe klar zuungunsten der Schneiderschen Ansicht aus. Man braucht nämlich nur bei jenen im Herbst gefangenen Neunaugen die mit spitzen Zähnen besetzte Unterkieferplatte mit der Pinzette zu entfernen, um darunter eine neue Generation von Zähnen zu finden, die eine ausgesprochen stumpfe Form besitzen. In Abb. 8 und 9 auf Tafel 2 sind zwei Beweisstücke hierfür abgebildet, die sich auf zwei Ende Oktober beim Aufsteigen in die Persante gefangene und dann einige Wochen im Aquarium des Institutes gehaltene Flußneunaugen beziehen. Das Abb. 8 zugrunde liegende Tier wurde am 24. November, das Abb. 9 entsprechende Exemplar am 25. November konserviert. In Abb. 8 ist die alte Hornkappe des Unterkiefers mit ihren spitzen Zähnen (*a*) dargestellt, nachdem sie mit einer Pinzette aufgebrochen worden war.

Unter der Hohlkappe der alten gelb gefärbten Zähne ist die neue Zahngeneration (*b*) zum Vorschein gekommen, die eine ausgesprochen stumpfe Gesamtform besitzt. Die neuen Zähne sind noch so schwach verhornt, daß sie im ganzen noch weiß erscheinen und noch nicht die gelbe Hornfarbe aufweisen. Man könnte daher daran denken, daß die neuen Zähne noch durch Epithel verschleiert sein könnten und daß sich bei weiterer Entwicklung hier die Zahnform noch schärfer herausmodellieren würde. Ein solcher Einwand wird jedoch durch das in Abb. 9 dargestellte Präparat völlig entkräftet. Bei diesem Exemplar war die neue Zahngeneration (*b*), die nach Abheben der alten Zahnkappe (*a*) zum Vorschein kam, schon völlig verhornt, wie ihre gelbliche Farbe beweist. Auch hier findet sich nun wiederum die gleiche ausgesprochen stumpfe Gesamtform der Zähne. Es sind nur ganz winzige rudimentäre Hornspitzchen, die sich auf den stumpfen Zahnsockeln erheben. Lediglich für diese rudimentären Hornspitzchen halte ich es für möglich, daß ein Abschleifen beim Gebrauch im Sinne von Schneider stattfinden könnte. Die Gesamtform der neuen Zahngeneration ist aber als eine von der spitzen Keilform der alten Generation von vornherein völlig abweichende stumpfe Sockelform zu bezeichnen, und zwar ist diese Gestalt, wie gegenüber der Behauptung von Schneider betont werden muß, unabhängig von etwaiger Abnutzung schon in der Anlage festgelegt.

Vergleichen wir nun mit dem bei fluviatilis Festgestellten die Zahnbefunde beim Bachneunauge! Auf Schnitten durch ältere Metamorphosestadien aus dem Winter findet man die Anlage von zwei Generationen von Zähnen übereinander, aber die oberen Zahnkappen noch durch Epithel verdeckt. Den Durchbruch der Zähne konnte ich an aus Königsberg stammendem Materiale erst bei Anfang März gefangenen Exemplaren feststellen. Die erste Generation der Zähne repräsentiert bei planeri zweifellos die höchste Ausbildung der Mundbewaffnung. Auf der Höhe der Laichzeit finde ich die Zähne erheblich kümmerlicher. Die Abb. 1 und 2 auf Tafel 2 stellen die Zähne von planeri bald nach beendetem Durchbruch, also unter den günstigsten Verhältnissen dar. Im Vergleich zu dem jungen fluviatilis (Abb. 3 und 4) sieht man ohne weiteres, daß selbst in dieser ersten und bestausgebildeten Generation die Zähne ganz erheblich stumpfer sind als dort.

Zur näheren Erklärung der Abbildungen sei bemerkt, daß auch von dem planeri-Kopf die Spitze durch einen Querschnitt in der Höhe der Oberkieferzähne fortgeschnitten worden ist. In Abb. 1

blickt man wie in Abb. 3 von vorn oder genauer ausgedrückt von rostral her in den Mund hinein. Während man Oberkiefer- und Unterkieferzähne (*ok* und *uk*), Seitenzähne und hintere Zungenzähne ungefähr in derselben Lage sieht wie bei dem fluviatilis-Kopf in Abb. 3, stellen sich die vorderen Zungenzähne hier nicht in Seitenansicht dar, sondern in Ansicht von oben, so daß man ihre Form nicht genauer beurteilen kann. Aus diesem Grunde ist in Abb. 2 das Präparat noch in einer zweiten Orientierung, nämlich ähnlich wie in Abb. 4 von ventral gesehen, dargestellt, und zwar ist hier bei etwas stärkerer Lupenvergrößerung nur die mittlere Partie abgebildet worden. Bei dieser Orientierung des Kopfes bekommt man ein gutes Bild der Seitenansicht der vorderen Zungenzähne (*vz*) und kann nun bei einem Vergleich mit der Zahnform derselben Zahnkategorie bei fluviatilis (Abb. 3 *vz*) sich überzeugen, wie beträchtlich stumpfer die vorderen Zungenzähne bei planeri angelegt sind als bei fluviatilis.

Übrigens finde ich den mittleren Zahn der vorderen Zungenzahnreihe bisweilen weniger plump als bei dem abgebildeten Exemplar. Individuelle Variationen der Zahnform kommen somit sicherlich vor. Es sei darum ausdrücklich bemerkt, daß in bezug auf den Ausbildungszustand der Unterkieferzähne der abgebildete Fall zweifellos einen hohen Entwicklungsgrad darstellt. Da die Unterkieferzähne in dem Bachneunaugenpräparat unter einem etwas anderen Winkel stehen als bei dem fluviatilis-Kopf, so werden sie in der Ansicht von ventral (Abb. 2) nicht wie dort (Abb. 4) rein von der Seite, sondern schräg von oben gesehen. Sie müssen daher in Abb. 2 als besonders stumpfe Höckerchen erscheinen. Auch Oberkiefer- und Seitenzähne finde ich beim Bachneunauge stumpfer als bei einem jungen Flußneunauge. In bezug auf die Zahnanordnung kann ich dagegen nur in völliger Übereinstimmung mit Fatio (1890), Berg (1906), Loman (1912) und Rauther (1924) bei beiden Neunaugenarten ganz das gleiche Verhalten feststellen.

Fasse ich das Ganze zusammen, so hat sich also ergeben, daß die nach der Metamorphose zum Durchbruch kommenden Zähne bei planeri von vornherein erheblich stumpfer sind als bei einem jungen Flußneunauge. Dieser so scharf ausgeprägte Kontrast verwischt sich dann aber im Reifestadium völlig. Der Ersatz der spitzen Zähne des Flußneunauges durch stumpfe in der Vorlaichperiode bringt es mit sich, daß die Mundbewaffnung der reifen Tiere sich zwar natürlich noch durch Größe und Stärke, aber nicht mehr durch die Zahnform unterscheidet. Es ist also völlig unhaltbar, als Artunterschied an-

zugeben, daß fluviatilis generell spitze, planeri aber stumpfe Zähne habe, wie dies bisher in den meisten systematischen Werken und Bestimmungstabellen geschehen ist. Im reifen Zustand haben beide Neunaugenarten ausgesprochen stumpfe Zähne. Der Gegensatz liegt, korrekt gefaßt, vielmehr darin, daß die spitzen Zahngenerationen, die fluviatilis ein Leben als Raubtier und damit ein imaginales Wachstumsstadium ermöglichen, beim Bachneunauge überhaupt nicht zur Entstehung kommen.

Es besteht also hier eine auffällige Parallele zum Verhalten des Vorderdarms, bezüglich dessen wir ja auch feststellen konnten, daß der funktionsfähige Zustand bei planeri gänzlich zum Fortfall gekommen ist. Zum Verwunden von Beutetieren werden die Zähne des Bachneunauges niemals mehr gebraucht und im Zusammenhang damit treten spitze Generationen überhaupt nicht mehr auf. Es erhebt sich hier die Frage, ob der Umstand, daß die Neunaugen als reife Tiere keine spitzen Zähne mehr besitzen, mit einem für uns erkennbaren biologischen Nutzen verbunden ist. Bekannt ist, daß das Saugmaul, das beim Flußneunauge in der imaginalen Wachstumsperiode im Meere zum Festsaugen an den Beutetieren diente, während der Laichwanderung zum Ansaugen an Steinen und dergleichen benutzt wird, um einen Stützpunkt beim Überwinden der Strömung zu gewinnen. Auch bei planeri kommt es zu einer Laichwanderung, wenn dieselbe sich auch in viel kleinerem Rahmen abspielt. Die metamorphosierten Tiere verlassen im Frühjahr den Schlamm, in dem sie bis dahin mit den Querdern zusammen eingegraben waren und wandern bachaufwärts zu den Laichstätten mit Stein- und Kiesgrund. Wenn dann die eigentliche Laichzeit kommt, so werden für den sogenannten Nesterbau Steine im Strombett verlagert, die die Neunaugen mit dem Saugmund ergriffen haben. Schließlich tritt bei der Begattung der Saugnapf in Tätigkeit, insofern sich das Männchen am Nacken eines an einem Stein festgehefteten Weibchens ansaugt und es dann mit seinem Hinterleib umschlingt. Während es nun nicht ohne weiteres ersichtlich ist, warum für ein Ansaugen an Steinen eine von vornherein stumpfe Zahnform zweckmäßiger sein sollte als spitzere und sich dabei eventuell abnutzende Zähne, könnte man sich wohl vorstellen, daß, wenn das Männchen beim Kopulationsakt noch spitze Zähne besitzen würde, dies zu einer Verwundung des weiblichen Partners führen könnte. Zur Beurteilung dieser Verhältnisse wird es von Interesse sein, festzustellen, wie sich andere Petromyzonten, die in dem imaginalen

Wachstumsstadium ausgesprochen scharfe Zähne besitzen, wie z. B. Petromyzon marinus, zur Laichzeit verhalten.

Unsere Ausführungen haben ergeben, daß zur Laichzeit für die beiden Neunaugenarten L. planeri und fluviatilis Unterschiede in der Zahnform nicht existieren. Diese Feststellung schließt sich dem von mir 1925 erbrachten Nachweis an, daß auch in der Stellung der Rückenflossen reife Exemplare beider Arten einen Gegensatz nicht erkennen lassen. Damit haben beide bisher von der Systematik aufgestellten Unterscheidungsmerkmale der Differentialdiagnose reifer Tiere ihre Bedeutung verloren. Von äußeren Merkmalen bleibt dann nur noch der Größenunterschied übrig. Während in Deutschland das Bachneunauge zwischen 10 und 16 cm Länge variiert, schwankten die Längen unserer Flußneunaugen, die in dem Vorlaichstadium in Persante und Elbe gefangen waren, zwischen 25 und 40 cm. Nach meinen Erfahrungen kommt demnach ein Übergreifen der einen in die andere Größenordnung nicht vor. Im Gegensatz hierzu gibt allerdings RAUTHER (1925) an, daß ihm aus dem Neckar bei Heilbronn »Riesenexemplare von planeri« vorgelegen hätten von 31—33 cm Länge. Die stumpfe Mundbewaffnung des einen wird in seiner Fig. 680 spitzen Zähnen eines fluviatilis-Kopfes gegenübergestellt. Nachdem unsere Analyse nunmehr für die Zahnform und 1925 bezüglich des Flossenverhaltens ergeben hat, daß diese Merkmale für die Artdiagnose bei reifen Tieren völlig versagen, wird die Frage nicht unberechtigt erscheinen, welche Gründe, abgesehen von der Zahnform, RAUTHER veranlaßt haben, die fraglichen Tiere als Riesenformen von planeri aufzufassen. Jedenfalls müßte, ehe eine solche Deutung annehmbar ist, ausgeschlossen werden, daß es sich bei den fraglichen Exemplaren nicht, wie es zunächst wahrscheinlicher erscheint, um echte Flußneunaugen handelt, die nur darum in die systematische Bestimmung sich nicht einfügten, weil sie die von der Systematik bisher nicht genügend berücksichtigten Reifezeichen besitzen.

Zusatz bei der Korrektur. Aus einem inzwischen von Herrn Prof. RAUTHER erhaltenen Briefe entnehme ich zu meiner Freude, daß eine Kontroverse über diesen Punkt zwischen uns nicht mehr besteht. Unter Bezugnahme auf meine Mitteilung im Zoologischen Anzeiger spricht Herr Prof. RAUTHER nunmehr selbst die Vermutung aus, daß ihm in den »riesenwüchsigen Bachneunaugen« brünstige Exemplare von L. fluviatilis vorgelegen haben dürften. Auch stimme ich völlig mit RAUTHER überein, wenn er es weiterhin nunmehr als

wahrscheinlich bezeichnet, daß auch Hatta bei Aufstellung der L. mitsukurii major als einer riesenwüchsigen Rasse des japanischen Bachneunauges ein ähnlicher Irrtum mit brünstigen Exemplaren des japanischen Flußneunauges L. japonica untergelaufen ist.

4. Schluß.

Für zwei verschiedene Organsysteme, den Vorderdarm und die Zahnanlagen, sahen wir, daß die Imaginalentwicklung von planeri im Gegensatz zu der von fluviatilis als ein Hineilen zum Reifezustand des Körpers unter Überspringen des imaginalen Wachstumsstadiums charakterisiert werden kann. Es steht dies in innigster Beziehung zu der den Angelpunkt des ganzen bildenden sexuellen Frühreife des Bachneunauges. Wie ich bereits 1925 betont habe, fällt bei planeri die Metamorphose zeitlich zusammen mit einem rapiden Gonadenwachstum, bei fluviatilis hingegen ist von einer solchen zeitlichen Bindung nicht das Geringste zu erkennen. Während sich infolgedessen beim Bachneunauge unmittelbar an die Verwandlung der Eintritt in die Laichzeit anschließt, sind bei jungen Flußneunaugen am Anfang des imaginalen Wachstumsstadiums Hoden und Ovarien noch von der gleichen »infantilen« Beschaffenheit wie bei einem Bachneunaugenquerder. Die genauere Darstellung dieser grundlegenden Verschiedenheit soll den Gegenstand einer zweiten Mitteilung bilden.

Schriftenverzeichnis.

Benecke, B. 1881. Fische, Fischerei und Fischzucht in Ost- und Westpreußen. Königsberg 1881.

Berg, L. 1906. Übersicht der Marsipobranchii des Russischen Reiches. Bull. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St. Pétersbourg. Ve Série. T. 24, No. 3, p. 169—183.

Bütschli, O. 1910—1924. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig u. Berlin.

Cori, C. 1906. Das Blutgefäßsystem des jungen Ammocoetes. Arbeiten der zoolog. Institute zu Wien. Bd. 16, H. 2.

Fatio, V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire naturelle des Poissons. IIme Partie. Genève et Bale.

Fürbringer, O. 1875. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Kopfskelets der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 9. N. F. Bd. 2. Jena.

HATTA, S. 1911. Über die Variabilität und den Dimorphismus des japanischen Neunauges. Annotationes zoologic. japonicae. Vol. 7.

KAMMERER, P. 1905. Das Bachneunauge, Petromyzon planeri Bloch. Wochenschr. f. Aquarien- und Terrarienkunde. Jahrg. 2.

KEIBEL, F. 1925. Eröffnungsvortrag der Jahresversammlung der anatomischen Gesellschaft in Wien. Anat. Anzeiger. Bd. 60, Ergänzungsheft.

LOMAN, J. C. C. 1912. Über die Naturgeschichte des Bachneunauges Lampetra planeri (Bloch). Zool. Jahrbuch. Suppl. 15. Festschr. f. SPENGEL. Bd. 1. Jena.

MÜLLER, A. 1856. Über die Entwicklung der Neunaugen. Ein vorläufiger Bericht. Arch. f. Anat., Phys. u. wissenschaftl. Medizin, herausgegeben von JOHANNES MÜLLER. Jahrg. 1856. Berlin.

NESTLER, K. 1890. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Petromyzon planeri. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 56, Bd. 1, H. 2. Berlin.

NEUMAYER, L. 1897. Zur vergleichenden Anatomie des Kopfskeletes von Petromyzon planeri und Myxine glutinosa (vortragen am 15. Juni 1897). Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München. Bd. 13.

PARKER, W. K. 1883. On the Skeleton of the Marsipobranch Fishes. Part II. Petromyzon. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 174. Part II. London.

RAUTHER, M. 1924. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 4, Abt. 1, Buch 1. Cyclostomi. Schlußabschnitt. S. 583—701.

SCHNEIDER, A. 1879. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. II. Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Petromyzon und Ammocoetes. Berlin.

SCHREITMÜLLER, W. 1909. Einiges über Eingewöhnung, Haltung und Pflege des Bachneunauges (P. planeri Bloch). Blätter f. Aquarien- und Terrarienkunde. Jahrg. 20, S. 531.

—— 1911. Biologisches von Petromyzon planeri Bloch (kleines Bachneunauge). Wochenschrift für Aquarien- und Terrarienkunde. Jahrg. 8.

v. SIEBOLD. 1863. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig.

VOGT, C. und HOFER, B. 1909. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig.

VOGT, C. und YUNG, E. 1889—1894. Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. II. Braunschweig. S. 379—470.

WEISSENBERG, R. 1925. Fluß- und Bachneunauge (Lampetra fluviatilis L. und Lampetra planeri Bloch), ein morphologisch-biologischer Vergleich. Zool. Anz. Bd. 63, H. 11/12, S. 293—306.

Figurenerklärung

für die Fig. 1—20 im Text sowie die Abb. 1—9 auf Tafel 2.

Fig. 1—8 entstammen einer Querschnittsserie durch den Kopf eines Flußneunauges der Vorlaichperiode (konserviert am 19. Dezember 1924). Protokollnummer 391. Fixation Formalin. Färbung Hämatoxylin-Chromotrop. Schnittdicke 20 μ. Vergrößerung 18,4 : 1. Der Vorderdarm des Tieres ist noch frei durchgängig. Der in Fig. 1 abgebildete Querschnitt ist in der Höhe der hinteren Hälfte der Augäpfel durch den Kopf geführt. Fig. 2—8 folgen in der Serie weiter kaudalwärts, der letzte Schnitt (Fig. 8) entspricht in der Schnitthöhe der kaudalen Hälfte des Labyrinthes. Der Anschnitt des ersten Kiemensackes erscheint erst einige Schnitte weiter kaudalwärts in der Serie. Die Schnittebenen dieser Präparate und ebenso die der folgenden sind im Schema Fig. 10 und 11 durch Markierung angegeben.

Fig. 12—17 entstammen einer Querschnittsserie durch den Kopf eines kurz vor der Laichzeit getöteten Flußneunauges (konserviert am 24. März 1925). Protokollnummer 425. Fixation Formalin. Färbung Hämatoxylin-Eosin. Schnittdicke 20 μ. Der Vorderdarm ist in der abgebildeten Region völlig obliteriert. Der Querschnitt Fig. 12 ist in gleicher Höhe wie Fig. 5 geführt, ebenso entspricht Fig. 13 Fig. 6, Fig. 14 ist mit Fig. 7, Fig. 15 mit Fig. 8 zu vergleichen. Die Vergrößerung der Schnitte Fig. 12—17 beträgt 16 : 1.

In Fig. 16 ist das Übersichtsbild Fig. 12 bei etwas stärkerer Vergrößerung dargestellt (27 : 1).

Fig. 17 ist die noch stärkere Vergrößerung (96 : 1) des in Fig. 15 dargestellten Übersichtsbildes.

Fig. 18—20 stellen Querschnitte durch den Vorderdarm des Bachneunauges dar. Fixation Bouinsche Flüssigkeit. Färbung Hämatoxylin-Eosin. Schnittdicke Fig. 18 10 μ, Fig. 19 und 20 20 μ. Vergrößerung 96 : 1.

Fig. 18 entstammt einer Querschnittsserie durch den Kopf eines Bachneunauges, das auf dem Endstadium der Metamorphose kurz vor Beginn der Laichwanderung steht. Konserviert am 1. März 1925. Protokollnummer 421. Der Querschnitt liegt in der Höhe der ersten inneren Kiemenöffnung. Der Vorderdarm zeigt erst ein kleines zentrales Lumen, das noch von einer dicken Epithelmasse (*e*) umgeben ist.

Fig. 19 und 20 entstammen einer Querschnittsserie durch den Kopf eines weiblichen Bachneunauges, das gegen Ende der Laichzeit am 12. Mai 1925 konserviert wurde. Protokollnummer (25) 43.

Der Schnitt Fig. 19 liegt ebenfalls in der Höhe der ersten inneren Kiemenöffnung, kann also unmittelbar mit Fig. 18 verglichen werden. Das Lumen des Vorderdarms ist nun völlig ausgebildet und nur von einer dünnen Epithelschicht (*e*) umgeben.

Schnitt Fig. 20 geht weiter oralwärts durch den Kopf hindurch etwa in der gleichen Höhe wie die in Fig. 7 und 14 abgebildeten Querschnitte. Eine Lumenbildung ist hier im Vorderdarm völlig ausgeblieben. *s* Schrumpfraum zwischen Tunica propria und Epithel des Vorderdarms.

Bezeichnungen in Fig. 1—20.

1 Trabekularknorpel.
2 V. jugularis.
3 Pharynx.
4 Reusenapparat d. Schlundsegels.
5 Keratohyalknorpel.
6a, 6b Stücke des im Querschnitt ringförmigen M. pharyngeus.
7 M. hyomandibularisemiannularis.
8 M. hyomandibulariglossus.
9 M. hyohyoideus posterior.
10 Sehne des M. longitudin. linguae.
11 Nasengaumengang.
12 A. carotis dorsalis (Cori).
13 Eingang in den Vorderdarm.
14 Eingang in den Wassergang.
15 M. velopharyngeus.
16 Chorda dorsalis.
17 Parachordalknorpel.
18 Schlundsegel.
19 Intravelarplatte.
20 Großer Zungenknorpel.
21 M. velohyomandibularis internus.
22 Vorderdarm (Schlundrohr).
23 Wassergang.
24, 24a Kaudale Knorpelspange der Intravelarplatte.
25, 25a, 25b M. pharyngeus poster.
26 A. branchialis efferens prima.
27 Velartasche.
28 M. velohyomandibularis externus.
29 Velum (im engeren Sinne).
30 Erster Kiemensack.
31 Innere Öffnung des ersten Kiemensackes.

Bezeichnungen für die Abb. 1—9 auf Tafel 2.

ok Oberkieferzähne.
uk Unterkieferzähne.
s Seitenzähne.
vz vordere Zungenzähne.
hz hintere Zungenzähne.
fr gefranste Randlappen (RAUTHER).
c Cirren des Saugmundrandes (RAUTHER).
a künstlich abgehobene alte Zahnkappe,
b die darunter zum Vorschein kommende neue Zahngeneration.

Sämtliche dargestellten Präparate sind in Formalin konserviert. Die gelbliche Färbung der Zähne entspricht der natürlichen Färbung ihrer Hornsubstanz. Bei sämtlichen Figuren handelt es sich um bei Lupenvergrößerung dargestellte Totalpräparate. Die Vergrößerung beträgt in Abb. 1, 3, 4, 8 und 9 etwa 12 : 1, in Abb. 2 etwa 20 : 1, in Abb. 5, 6, 7 etwa 9 : 1.

Abb. 1 und 2 stellen die Mundbewaffnung eines Kopfes von L. planeri dar kurz nach Beginn der Laichwanderung. Das Bachneunauge wurde am 2. April 1925 konserviert (Protokollnummer 428).

Abb. 1. Ansicht der Mundhöhle von rostral her gesehen. Die Spitze des Kopfes ist durch einen Querschnitt in der Höhe des Oberkieferzahnes abgetrennt. Am quer durchschnittenen Oberkiefer sieht man eine doppelte gelbliche Verhornungslinie, da unter der alten Zahnkappe bereits die neue in Verhornung begriffen ist.

Abb. 2. Ventralansicht der unteren Hälfte des Saugmundes bei stärkerer Vergrößerung.

Abb. 3 und 4 beziehen sich auf ein Ende Juli 1922 in der Nordsee gefangenes junges Flußneunauge von 16,8 cm Länge [Protokollnummer (25) 54].

Abb. 3. Ansicht der Mundhöhle von rostral her gesehen. Die Spitze des Kopfes ist durch einen Querschnitt in der Höhe des Oberkieferzahnes abgetrennt.

Abb. 4. Das gleiche Präparat von ventral und ein wenig von links gesehen.

Abb. 5—7. Abgestoßene Unterkieferzahnkappen von Flußneunaugen, die im Herbst beim Aufsteigen in die Flüsse gefangen und dann den Winter über im Aquarium gehalten wurden. Die Zahnkappen wurden aus dem Sande des Aquariums aufgelesen. Nähere Beschreibung im Text. Ansicht der lingualen Fläche.

Abb. 8 und 9 beziehen sich auf zwei Ende Oktober beim Aufsteigen in die Persante bei Kolberg gefangene und dann im Aquarium bis Ende November gehaltene Flußneunaugen. Der Unterkiefer wurde nach Formalinkonservierung herausgeschnitten. Ansicht der lingualen Fläche.

Abb. 8. Die Zahnkappe des Unterkiefers (*a*) ist mit der Pinzette aufgebrochen und nach oben gezogen worden, so daß darunter die neue Zahngeneration (*b*) sichtbar ist.

Abb. 9. Die alte Zahnkappe (*a*) ist hier völlig abgehoben worden. Unter ihr ist die neue bereits verhornte Zahnkappe (*b*) zum Vorschein gekommen.

(Aus der Anatomischen Anstalt zu Berlin.
Vorstand: Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Rudolf Fick.)

Über Lappenbildung menschlicher Bauchspeicheldrüsen.

Von

Dr. Rudolf Keyl,
Assistent an der Anatomischen Anstalt Berlin.

Mit 4 Textfiguren.

(Eingegangen am 15. Oktober 1925.)

Die Bauchspeicheldrüse des Erwachsenen ist im allgemeinen ein mehr oder weniger einheitliches Gebilde. — Mosaikartig zusammengesetzt aus zahlreichen kleinen Läppchen, zeigt der Drüsenkörper keine weitere gröbere Lappenzeichnung. Bisweilen schneidet die Incisura pancreatis, die den Hakenfortsatz von dem übrigen Körper absetzt, etwas tiefer ein, so daß eine, wenn auch nur unvollständige und angedeutete Trennung der Drüsenmasse beobachtet werden kann. Doch ist diese Trennung gewöhnlich so geringfügig, daß von einer gröberen Lappung nicht gesprochen werden kann und meines Wissens davon auch nichts von Untersuchern der Bauchspeicheldrüse erwähnt worden ist.

Die Beeinflussung der Drüse durch die benachbarten größeren Organe kann natürlich nie zur Lappenbildung führen; auch die Gefäße, die entlang und über die Bauchspeicheldrüse verlaufen, erzeugen nur — im einzelnen allerdings sehr verschieden tiefe Rinnen. Am tiefsten ist die Furche des Gallenganges, der sogar ganz von Drüsengewebe umgeben sein kann, so daß er dann in einem aus Pankreasgewebe gebildeten Kanal verläuft (nach Baldwin in 80% der Fälle).

Bei Untersuchungen über die Gangverhältnisse der Bauchspeicheldrüse fand ich jedoch bei einigen Präparaten im Kopfteil eine Lappenzeichnung, die am schönsten bei dem damals (11) unter IVc von mir ab-

gebildeten Präparat zu erkennen war. Da dieses jedoch erst ziemlich am Schluß meiner Untersuchungen von mir hergestellt wurde, so kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, daß bei anderen Bauchspeicheldrüsen nicht etwa auch eine mehr oder weniger starke Lappenbildung angedeutet oder vorhanden gewesen wäre. — Das Auge, gewöhnt nur zu sehen, was es kennt, übersieht natürlich vieles, das aus dem Rahmen des Gewohnten fällt, wenn es nicht ganz sinnfällig zutage tritt. Ist doch auch, um ein Beispiel von vielen zu nennen, der Babinskische Zehenreflex, man möchte sagen, unfaßbar spät gesehen worden. — Warum ich die Lappung so in den Vordergrund stelle, werde ich noch zu erörtern haben.

Das Hauptaugenmerk meiner damaligen Untersuchungen erstreckte sich auf die Gangverhältnisse, während die äußere Form der Drüse

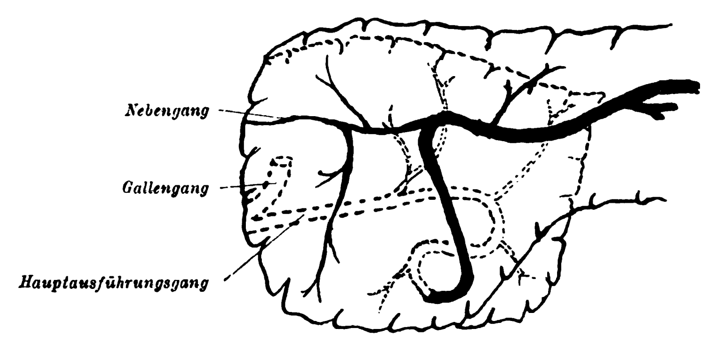


Fig. 1.
Seltene Form der Ausführungsgänge der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Ansicht von vorn.

weniger in meine Betrachtungen hineingezogen wurde. Das eben erwähnte Präparat, das ich hier noch einmal abbilden möchte, zeigte nun folgendes Zustandsbild (Fig. 1).

Der Verlauf des Wirsungschen Ganges im Kopfteil der Bauchspeicheldrüse war so auffallend vom Gewohnten abweichend, daß ich zuerst meinte, eine Abart und nicht nur eine Abweichung vor mir zu haben.

Es sei mir gestattet, Abart und Abweichung in einem gewissen Gegensatz zueinander zu gebrauchen. — Sobald etwas anders aussieht, als wir es zu sehen gewohnt sind, bietet sich uns eine Fülle von Wörtern: Abart, Abweichung, Anomalie, Abnormität, Varietät, Seltenheit usw. Fast wahllos werden gewöhnlich diese Ausdrücke je nach dem Geschmack des einzelnen gebraucht, und wir sind nicht gewöhnt, scharfe Unterschiede zwischen den einzelnen Wörtern zu

machen. — Wenn ich nun Abart und Abweichung einander gegenüberstelle, so möchte ich das tun, um Begriffe zu haben, durch die ich ausdrücken kann, auf welche Art vorhandene Zustandsbilder vielleicht entstanden sein könnten.

Um ein sinnfälliges Beispiel zu wählen: Der Situs inversus und die Totenkranzarterie. — Beides Zustandsbilder, die außerhalb des Gewohnten liegen; beides wird in den Lehrbüchern unter Abart usw. aufgeführt. Diesen Oberbegriff möchte ich begrenzen und Abart nur das nennen, bei dem offensichtlich der Grund für das ungewöhnliche Zustandsbild schon auf einer ungewöhnlichen fötalen Anlage beruht. Während ich unter Abweichung jene Zustandsbilder zusammenfasse, die zwar ungewöhnlich sind, wo aber aller Wahrscheinlichkeit nach, die fötale Anlage der Regel entsprochen hat.

Der Situs inversus wäre demnach als Abart zu bezeichnen, da hier die fötale Anlage offensichtlich ungewöhnlich war; während bei der Totenkranzarterie es sich nur um eine ungewöhnliche Erweiterung einer immer vorhandenen Verbindung zwischen der A. obturatoria und epigastrica inf. handelt. Im letzteren Falle war also die Anlage eine durchaus der Regel entsprechende, nur im weiteren Verlauf der Entwicklung haben Einflüsse, allerdings unbekannter Natur, dahin gewirkt, daß ein Weiterwachsen, abweichend vom Gewohnten, zustande kam.

Ich bin mir wohl bewußt, daß ich hierfür keinen strikten Beweis bringen kann, da dazu eine Fülle von makro- und mikroskopischem Material nötig wäre, das ich nicht besitze. Im einzelnen wird man sicherlich oft im Zweifel sein, ob die fötale Anlage schon eine ungewöhnliche war, bzw. wann die Abweichung vom Durchschnitt aufgetreten ist. Trotzdem möchte ich die Trennung von Abart und Abweichung beibehalten, um eine Möglichkeit zu besitzen, das, was man als Abart zu betrachten pflegte, unter einem bestimmten Gesichtswinkel ordnen zu können. Und noch ein zweiter Vorteil ergibt sich bei dieser Betrachtungsweise: Vieles von dem, was sonst ohne inneren Zusammenhang aufgezählt wurde, kann jetzt abgesondert werden, und es bleibt für die wirklichen Abarten, deren Entstehung wir uns nur durch eine ungewöhnliche fötale Anlage erklären können, nur ein kleiner Raum.

Wie weit eine Verallgemeinerung dieser Betrachtungsart möglich ist, kann ich nicht sagen, denn die Zustandsbilder, die wir beim Erwachsenen zu sehen bekommen, lassen gewöhnlich von der ursprünglichen Anlage recht wenig erkennen, und man ist darauf angewiesen,

aus Präparaten, die mehr oder weniger jugendliche Züge tragen, Rückschlüsse auf die einzelnen Abschnitte der Entwicklung zu ziehen.

Bei der Bauchspeicheldrüse scheint es mir nun erlaubt, Schlüsse aus den vorhandenen Zustandsbildern auf die Art der Entwicklung des jeweiligen Organs zu ziehen. Bei meinen Untersuchungen über die Gangverhältnisse habe ich schon damals eine schematische Reihe aufgestellt, die in Anlehnung an die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Forschung, einen Vergleich der einzelnen Präparate

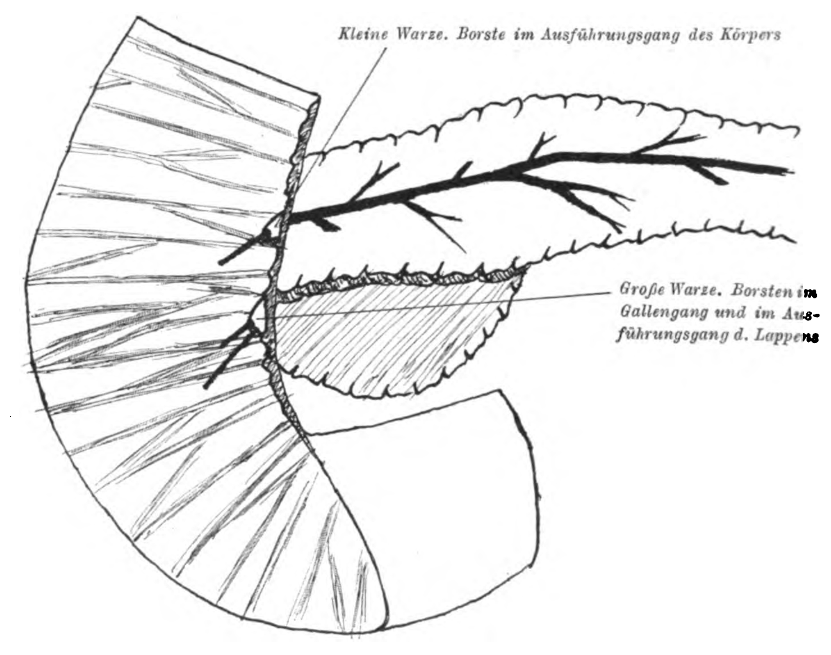


Fig. 2.
Zweiteilige Bauchspeicheldrüse eines Erwachsenen. Ansicht von vorn.

mit der fetalen Anlage der Bauchspeicheldrüse gestattet. Ich bin damals durch die Ähnlichkeit einiger Ganganordnungen von Bauchspeicheldrüsen Erwachsener mit der Anordnung der Gänge beim Fetus zur Aufstellung des Schemas veranlasst worden. Der Anfang wurde durch jene Bauchspeicheldrüsen vertreten, deren Gänge die Anordnung der fötalen Anlage aufwiesen, während jene Bauchspeicheldrüsen den Schluß bildeten, deren Aussehen keine Ähnlichkeit mehr mit der ursprünglichen Anlage hatte.

Während mich bei der Aufstellung des Schemas hauptsächlich der Wunsch leitete, eine bessere Übersicht über die verschiedene Anordnung der Gänge zu erhalten, möchte ich jetzt den Versuch

machen, auch die Wahrscheinlichkeit der damals aufgestellten genetischen Formenreihe zu erweisen. Es kommt mir hier der Zufall zu Hilfe, da ich nachträglich eine Bauchspeicheldrüse fand, deren Gestalt auch unleugbare Ähnlichkeit mit der fetalen Anlage aufwies. Es kommt noch hinzu, daß auch andere Organe derselben Leibeshöhle Merkmale zeigten, die auf frühere Entwicklungsstufen zurückweisen.

Die Lage der Bauchspeicheldrüse entsprach der Regel. Der Körper lag in der Höhe zwischen dem 1. und 2. Lendenwirbel, nach

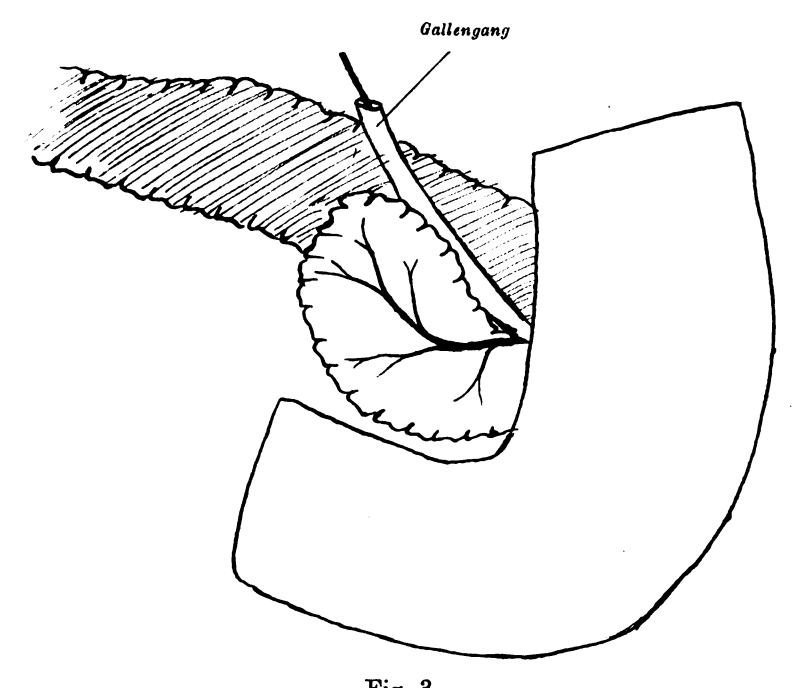


Fig. 3.
Zweiteilige Bauchspeicheldrüse eines Erwachsenen. Ansicht von hinten.

links reichte er leicht ansteigend bis zum Milzhilus. Der Kopf lag in einer hufeisenförmigen Schlinge des Zwölffingerdarmes, ungefähr in der Höhe des rechten Nierenhilus, nach kaudal $1^1/_2$ cm tiefer, als der untere Nierenpol reichend. Ein Hakenfortsatz war nicht vorhanden, die oberen Eingeweidegefäße verliefen auf der Rückseite der Bauchspeicheldrüse, links vom Kopf, der hier nur als keulenförmige Anschwellung der Drüse sich darstellte. Die Dicke der Drüse war wegen schon eingetretener Leichenveränderung nicht mehr genau festzustellen. Die Länge betrug 19 cm, die Höhe 2—3 cm, die größte Höhe des Kopfes 5 cm.

Nach Herausnahme der Drüse und weiterer Präparation, fiel ungefähr in der Mitte des Kopfes ein stufenartiger Abfall der Drüsensubstanz auf. Es ließ sich von hier aus der ganze Kopf mit Leichtigkeit in zwei Teile zerlegen (Fig. 2).

Der obere und vordere Teil war die Fortsetzung des Körpers zum Zwölffingerdarm hin. In ihm verlief ein Ausführungsgang, der vom Schwanz aus den ganzen Körper durchziehend, auf eigener Warze in den Zwölffingerdarm mündete.

Der Gallengang mündete $2^1/_2$ cm tiefer, zusammen mit dem Ausführungsgang, dessen Quellgebiet der untere und hintere Teil des Kopfes war (Fig. 3).

Dieser Teil des Kopfes war am besten von der Hinterfläche der Bauchspeicheldrüse aus darzustellen. Wie schon gesagt, ließ er sich leicht vom übrigen Drüsenkörper trennen, da er nur durch lockeres Bindegewebe teilweise in losem Zusammenhang mit demselben stand.

An seinem oberen Rande verlief der Gallengang, der erst kurz vor seiner Einmündung in den Zwölffingerdarm in innigere Beziehungen zu dem Drüsenlappen trat. Hier, wo Gallen- und Ausführungsgang sich vereinigten, war die einzigste feste Anheftung des sonst selbständigen Drüsenlappens. Und auch diese wurde fast ausschließlich nur durch die Vereinigung der beiden Gänge erzeugt; denn der Ausführungsgang, der zunächst in der Mitte des Lappens verlief, wich dann im leichten Bogen kranial ab und gelangte schließlich so weit an den oberen Rand des Lappens, daß das Drüsengewebe zwischen Ausführungsgang und Gallengang immer spärlicher wurde, und ein kurzes Stück vor der Vereinigung der Ausführungsgang frei zutage lag.

Die Größe des Lappens betrug in seiner Längsausdehnung 5 cm. Er war leicht gebogen, und zwar zeigte die Konvexität nach links und kaudal. Seine Breite betrug 3 cm; an der Vereinigungsstelle von Gallen- und Ausführungsgang jedoch nur 2 cm. $^1/_3$ seiner Oberfläche war von dem übrigen Drüsenkörper überlagert, während sein unterer Teil zur Bildung des Kopfes beitrug.

Bevor ich auf die eigenartige Form dieser Bauchspeicheldrüse näher eingehe, möchte ich noch einiger anderer Organe derselben Leibeshöhle Erwähnung tun, die kindliche Merkmale aufwiesen, obgleich alle Präparate von einer männlichen Leiche von 51 Jahren stammten. Es wären zunächst Milz, Nieren und Wurmfortsatz zu erwähnen, deren Aussehen der von Westenhöfer (15) beschriebenen progonischen Trias glich.

Es handelt sich hier um Organe, die, wie WESTENHÖFER meint, den Schluß gestatten, »daß es unter den Menschen eine gewisse Anzahl gibt, die im Bau ihres Körpers Erscheinungen aufweisen, die auf frühere Entwicklungsstufen zurückweisen«. Ich will hier nicht näher eingehen auf die Rückschlüsse, die er in ontogenetischer und phylogenetischer Hinsicht aus seinen Befunden zieht, sondern nur die Tatsache hervorheben, daß man diese progonische Trias regelmäßig beim Neugeborenen findet. — Daß diese Trias beim Erwachsenen nicht in Beziehung zu bringen ist mit dem, was man gewöhnlich unter Infantilismus versteht, beweist WESTENHÖFER. Auch bei der von mir untersuchten Leiche fehlten alle Merkmale, die in dieser Richtung gewiesen hätten.

Die Milz, deren Größe der Regel entsprach, besaß außer einem sehr stark ausgeprägten Margo crenatus noch eine größere Einkerbung 5 cm unterhalb des oberen Pols, die vom Margo crenatus ausging und fast bis zum Hilus reichte. Außerdem fand sich noch eine ungefähr haselnußgroße Nebenmilz im Lig. gastrolienale.

Von den Nieren war die linke durch Schrumpfungsvorgänge so verändert, daß aus ihrer Form keine Schlüsse gezogen werden können. Die rechte zeigte eine glatte Oberfläche und bot auch äußerlich nichts weiteres, was der Erwähnung wert wäre. Auf dem Durchschnitt jedoch sah man zwar keine ausgesprochene Renkulizeichnung, jedoch fand sich, eingelagert in die Marksubstanz, ein selbständiger Nierenrenkulus mit eigener Rinde und Mark, der ein eigenes kleines Becken besaß, das allerdings mit dem gemeinsamen Becken in Verbindung stand.

Der Wurmfortsatz, der beim Neugeborenen trichterförmig und ohne scharfe Grenze in den Anfangsteil des Dickdarmes mündet, war hier zwar deutlich abgesetzt und an seiner Einmündungsstelle erheblich dünner, als die Lichtung des Dickdarms; doch war diese Einmündungsstelle nicht wie gewöhnlich beim Erwachsenen an der seitlichen Wand, sondern wie beim Neugeborenen öffnete sich hier der Wurmfortsatz in die untere Kuppe des Blinddarms.

Die progonische Trias war hier also vorhanden, nicht so deutlich und ausgeprägt, wie es bisweilen vorkommt, aber doch so, daß an ihrem Vorhandensein kein Zweifel bestand. Und noch ein Organ derselben Leibeshöhle zeigte eine jugendliche Form: das Lig. venosum Arranti.

Es war in vorliegendem Falle als deutlicher Wulst zwischen V. hepatica und portae zu sehen. Seine Dicke betrug 4 mm. Eine

mittelfeine Sonde konnte von der Hepatica sinistra aus mühelos bis ganz in die Nähe der Pfortader hindurchgeführt werden, so daß man hier fast von einem Ductus venosus sprechen konnte. Man hatte das Gefühl, als ob nur die Dicke der Venenwand die beiderseitigen Lichtungen voneinander trennte. — Im aufgeschnittenen Pfortaderast stellte sich die ehemalige Öffnung des Ductus venosus als kleine trichterförmige Einziehung und Fältelung der Gefäßintima dar, die aber, wie Gefrierschnitte zeigten, keinerlei Unterbrechung aufwies. Auch lag zwischen den beiden Lichtungen noch eine dünne Schicht Bindegewebe. Ob auch Muskelfasern vorhanden waren, d. h. ob die ehemalige Öffnung vollkommen durch Venenwand überbrückt war, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen, da einmal das Präparat nicht frisch untersucht werden konnte, und zum anderen das Sondieren die in Frage kommende Stelle, die an sich schon nicht gut erhalten war, noch mehr geschädigt hatte.

Auf jeden Fall lag hier eine sehr weit durchgängige Verbindung zwischen V. portae und V. hepatica vor und nicht, wie gewöhnlich, nur ein Band oder gar ein völliges Fehlen jeglichen Restes des ehemaligen Ductus venosus. (Hyrtl 8). Daß es sich in einem solchen Falle um ein Offenbleiben und nicht um ein Wiederdurchgängigwerden eines schon geschlossenen Ductus venosus handeln muß, geht aus den Untersuchungen von Böttcher (3) hervor.

Das Auftreten nun einer Bauchspeicheldrüse, deren Form so sehr an die fötale Anlage erinnert — wie die oben beschriebene —, in Gesellschaft mit anderen Organen, die auch jugendliche Formen zeigen, scheint mir zu gestatten, hier anzunehmen, daß es sich wirklich um ein Organ handelt, das auf jugendlicher Entwicklungsstufe stehen geblieben ist. Nicht daß etwa bloß eine zufällige Ähnlichkeit vorläge, die in keinem Zusammenhang stände mit der gewöhnlichen Anlage. Es bildet die Natur zwar manchmal Ähnliches, das ohne jegliche Beziehung zueinander ist — ich erinnere nur an die manchmal merkwürdigen Bildungen von Wurzeln oder Felsen —, doch scheint mir hier alles gegen die Annahme eines bloßen Zufalles zu sprechen. Noch dazu, da sich, wie ich gleich ausführen werde, auch bei anderen Bauchspeicheldrüsen Ähnlichkeiten mit der ursprünglichen Anlage feststellen lassen, wenn auch nicht in so ausgeprägtem Maße.

Ich meine hier die vereinzelt auftretende, mehr oder weniger deutliche, gröbere Lappenbildung. — Das eben beschriebene Präparat zerfiel in zwei völlig getrennte Drüsenabschnitte, gemäß der Anlage der Bauchspeicheldrüse, d. h. also, daß eine Verwachsung der dorsalen

mit der kaudalen ventralen Anlage nicht zustande gekommen ist. Doch zeigen andere Präparate, wie z. B. das zuerst abgebildete, zwar eine Verwachsung der beiden Anlagen, doch ist dieselbe nicht vollständig, und man kann deutlich an dem, dem Zwölffingerdarm abgewandten Teil des Kopfes der Bauchspeicheldrüse, eine Lappung erkennen. Jedoch kann, und ist gewöhnlich auch diese Lappung noch viel weniger angedeutet, etwa so, daß nur eine mäßige Einkerbung oberhalb des Hakenfortsatzes diesen etwas weiter vom Kopf abgrenzen läßt (Incisura pancreatis); aber auch diese kann fehlen, ja selbst der Hakenfortsatz ist nicht immer vorhanden, so daß dann die Drüse nur ein einheitliches dickeres Band mit einer keulenförmigen Anschwellung in der Zwölffingerdarmschlinge ist, und keine äußere Ähnlichkeit mehr mit der ehemaligen Anlage aufweist.

Diese Zustandsbilder und die von mir an anderer Stelle beschriebene Anordnung der Ausführungsgänge, die auch bisweilen an die embryonale Anlage erinnert, scheinen es mir zu gestatten, fast bei jeder Bauchspeicheldrüse, die mehr oder weniger noch vorhandene Ähnlichkeit mit ihrer Jugendform zu suchen und so die Verschiedenheit der Formen allein in Abhängigkeit zu setzen von — allerdings unbekannten — Wachstumsbeeinflussungen. Es werden dann nur wenige übrig bleiben, bei denen man eine ungewöhnliche Anlage zur Deutung des vorhandenen Zustandsbildes benötigt, und sie also als Abarten bezeichnen muß. Ich denke da z. B. an Bauchspeicheldrüsen, wo der obere Gang gemeinsam mit dem Gallengang mündet und der untere und kleinere auf eigener kleiner Warze unterhalb der großen Warze sich in den Zwölffingerdarm ergießt; oder Bauchspeicheldrüsen, die in Begleitung von einem Nebenpankreas auftreten, oder wo drei Papillen vorhanden sind und noch einige andere.

Im allgemeinen jedoch wird man sich ziemlich mühelos eine Vorstellung machen können, wie das jeweilige Zustandsbild aus der gewöhnlichen Anlage sich entwickelt hat. Man muß nur im Auge behalten, daß die beiden Anlagen ehemals räumlich getrennt waren, und die Verschmelzung abhängig ist von dem Dickenwachstum der beiden Anlagen; von der Verlängerung des Ductus choledochos, dessen Ausstülpung die kaudale ventrale Anlage ist (Keibel und Mall 9) und von der Magendrehung (Bonnet 2), wie ich es in meiner Veröffentlichung (11) über die Beziehungen des Santorinischen Ganges zum Zwölffingerdarm und zum Wirsungschen Gang näher ausgeführt habe, auf die hier verwiesen sei, um mich nicht wiederholen zu müssen. An gleicher Stelle suchte ich auch dafür eine Erklärung zu finden,

daß in der Mehrzahl der Fälle, der mit dem Gallengang gemeinsam mündende Gang der Hauptausführungsgang ist, obgleich in der Anlage die Größenverhältnisse der beiderseitigen Lichtungen sich umgekehrt verhalten. Ich suchte damals durch »Tätigkeitsbeanspruchung« meine Ansicht zu begründen und glaube auch damit die zwangloseste Erklärung gefunden zu haben, noch dazu, da ja auch bei anderen Organen diese Annahme für glaubwürdig gehalten wird.

Nun ein Beispiel dafür, wie leicht sich durch den Vergleich mit der fetalen Anlage selbst sonst schwer zu verstehende Zustandsbilder auflösen lassen. — Was nach einfacher Betrachtung der Ganganordnung mir als wahrscheinlich erschien, glaube ich nun, nachdem ich auf die Lappenzeichnung aufmerksam geworden bin, als ziemlich sicher annehmen zu dürfen.

Jede Anlage wächst anfangs selbständig, und zwar verzweigen sich bekanntlich zunächst die ersten Ausstülpungen, es sproßt dann um die Verästelungen Drüsengewebe und so bilden sich zwei getrennte Drüsenkörper mit weitverzweigten Ausführungsgängen. Nach der Berührung und Verschmelzung der beiden Anlagen bildet sich gewöhnlich auch eine Verbindung der beiden Ausführungsgänge aus (98 % der von mir untersuchten Fälle). Je frühzeitiger das Ineinanderaufgehen statt hat, um so näher liegen sich die beiden Ausführungsgänge und um so unmittelbarer und einfacher wird die Verbindung sich ausbilden können. Ist jedoch ein längeres getrenntes Wachstum der beiden Anlagen vorhergegangen, so sind die beiden Ausführungsgänge durch Drüsengewebe voneinander getrennt, und eine Verbindung ist nur mittelbar durch eine Verbindung beiderseitiger Nebenäste möglich, von denen eine sich dann durch Tätigkeitsbeanspruchung als Teil des Hauptausführungsganges auswächst. Es sind das die Fälle, bei denen man im Kopfteil der Bauchspeicheldrüse zwei Schichten von Ausführungsgängen findet.

Bei dem auf S. 186 abgebildeten Präparat nun fanden sich nicht nur zwei Schichten von Ausführungsgängen, sondern es zeigte auch noch der Kopf eine deutliche Lappenbildung. Der Hauptausführungsgang verlief so gewunden, daß es mir zunächst unerklärlich schien, wie ein solches zustande gekommen sein könnte. Unwillkürlich mußte ich an irgendwelche Drehungen während des Wachstums denken, ohne jedoch dadurch Klarheit zu bekommen.

Wie viel einfacher ist es, wenn man ganz schematisch in beide Anlagen einen Ausführungsgang mit seinen Verästelungen einzeichnet und die beiden Bilder übereinander legt (Fig. 4).

In der Abbildung ist die ventrale Anlage punktiert gezeichnet, während die dorsale ausgezogen ist. — Fast plastisch kann man sich dann vorstellen, wie zwei Ästchen sich berührten und ineinander öffneten, und wie dann die Tätigkeitsbeanspruchung einen Hauptgang bildete.

Bemerkenswert ist noch ein Vergleich mit der Form der Bauchspeicheldrüse bei Tieren. Sie kommt bei fast allen Wirbeltieren vor, doch weicht sie in der Form oft nicht unwesentlich von der des Menschen ab. Sobotta (13) hat in seiner Monographie eine vergleichend anatomische Zusammenstellung gegeben, aus der einmal hervorgeht, daß bei vielen Tieren die Drüse in »disseminierter« Form auftritt,

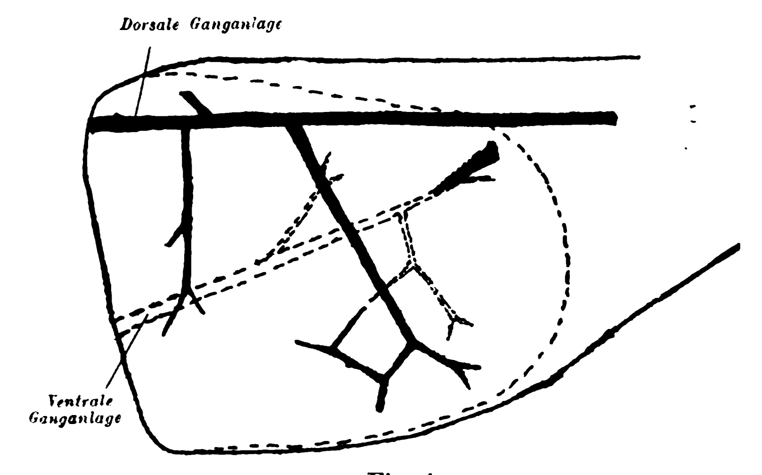


Fig. 4.
Schema der Ganganlagen von Fig. 1.

d. h. also, daß die Bildung eines einheitlichen Organes, wie es beim Menschen die Regel ist, nicht zustande kommt. Zum anderen finden sich bei den Teleosteern Bauchspeicheldrüsen, die baumartig verzweigt sind, gleichsam als ob das um die primären Gangausstülpungen sprossende Drüsengewebe nur geringe Neigung zur Verschmelzung und Vereinigung habe. Bei Amphibien ist die Drüse deutlich in zwei Abschnitte getrennt, einen dorsalen, der dorsal vom Darm im Mesenterium liegt und einen ventralen, der sich zwischen Darm und Leber befindet (Göppert 6). Bei den Säugetieren ist das Aussehen des Pankreas sehr wechselnd, teils ähnelt es, wie z. B. bei den Nagern, dem der Knochenfische, teils erinnert es mehr oder weniger an menschliche Bauchspeicheldrüsen.

Schriftenverzeichnis.

1. Baldwin, An adult human pancreas showing an embryological condition. Anatom. Record, Vol. 4, Nr. 1.
2. Bonnet, Entwicklungsgeschichte des Menschen, 1920.
3. Böttcher, Untersuchungen über die Wegsamkeit des Ductus venosus Aranti. Zeitschr. f. Anat. u. Entw., Bd. 68, 1923.
4. Bütschli, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Berlin, Springer, 1924.
5. Ellenberger und Baum, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere.
6. Göppert, Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pankreas bei Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. 17.
7. Hyrtl, Ein Pancreas accessorium und ein Pancreas divisum. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 52, Abt. 1.
8. —— Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Wien, 1881.
9. Keibel und Mall, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.
10. Keibel, Verh. d. Anat. Ges., Vers. in Wien 1925. Anat. Anz. Bd. 60, Ergänzungsheft.
11. Keyl, Über die Beziehungen des Santorinischen Ganges zum Zwölffingerdarm und zum Wirsungschen Gang. Morphol. Jahrb., Bd. 55.
12. Martin, Lehrbuch der Anatomie der Haustiere.
13. Sobotta, Anatomie der Bauchspeicheldrüse. Bardeleben, Handb.
14. Thyng, Models of the pancreas of the pig, rabbit, cat and man. Americ. Journ. of Anat., Bd. 7, 1908.
15. Westenhöfer, Über die Erhaltung von Vorfahrenmerkmalen beim Menschen, insbesondere über eine progonische Trias und ihre praktische Bedeutung. Med. Klin. XIX, Nr. 37.

Trophoblastschwache und zottenarme menschliche Eier.

Von

Prof. Dr. **Otto Grosser,**

Prag.

Mit 7 Textfiguren.

(Eingegangen am 6. Oktober 1925.)

In der Literatur sind heute gegen 80 menschliche Eier des histiotrophischen Entwicklungsstadiums beschrieben; ein Überblick über das gesamte Material zeigt aber, auch abgesehen von den Verschiedenheiten der Erhaltung, technischen Verarbeitung und Beschreibung, sehr oft derartige Abweichungen vom Durchschnitt, daß eine Einfügung solcher Fälle in die fortlaufende Reihe nicht gelingt. Wie bei allen biologischen Vorgängen, gibt es natürlich auch in der menschlichen Entwicklung eine um den Durchschnitt schwankende Variabilität; andererseits liegt es in der Art der Aufsammlung eines solchen seltenen Materiales, daß zunächst ziemlich wahllos alles Erreichbare beschrieben werden muß und erst auf Grund größerer Erfahrung das Pathologische von den noch im Bereiche des Normalen liegenden Grenzfällen abgetrennt werden kann. Einen Versuch solcher Abtrennung stellen die nachfolgenden Ausführungen dar. Sie müssen sich mehrfach in Widerspruch zu den Ausführungen der Autoren setzen, die anzuführen sind; denn es ist allgemein menschlich, den eigenen Befund für besonders charakteristisch zu halten und lieber die andern Beobachtungen als pathologisch zu erklären. Namentlich aber wird sich ergeben, daß das so oft für ausschlaggebend gehaltene Kriterium der unversehrten Lagerung des Eies in der Uterusmukosa, die Untersuchung in situ, nicht ausreicht, um das Vorhandensein normaler Verhältnisse zu sichern.

Die frühesten bekannten Entwicklungsstadien des Menschen sind durch ihre außerordentliche Trophoblastentwicklung charakterisiert;

das Trophoblastvolumen beträgt anfangs das zehnfache des Volumens des Mesoderms und der Embryonalanlage (GROSSER 1922). In dieser Zeit wird das Eibett geschaffen und (im Magma reticulare) das Material gespeichert, das die Entwicklung des Embryos bis zur hämotrophischen Entwicklungsperiode, das ist bis zur Ausbildung des embryonalen Kreislaufes einerseits, des mütterlichen intervillösen Kreislaufes andererseits gewährleistet. Aber schon in dieser frühen Zeit zeigen sich Differenzen in der Ausbildung des Trophoblastes. Seine Menge ist in manchen Fällen so gering, daß wir genötigt sind, das Vorkommen einer primären Unterentwicklung desselben anzunehmen, die dann auch für die späteren Stadien nicht ohne Folgen bleibt. Um eine kurze Benennung für diese Entwicklungsstörung zu haben, bezeichnen wir sie als Trophoblastschwäche. Auch v. MÖLLENDORFF (1924, 1925) hat den Ausdruck bereits in gleichem Sinne gebraucht.

Zum Verständnis unserer Erörterungen ist es notwendig, einen Blick auf die normale Entwicklung zu werfen. Wir teilen sie zunächst in die histiotrophische[1] und die hämotrophische Periode. In der ersteren haben wir (1922, 1925) im Anschluß an die wichtigsten Arbeiten auf dem Gebiet der Frühentwicklung des Trophoblastes (SIEGENBEEK 1898, PETERS 1899, BRYCE-TEACHER 1908, v. MÖLLENDORFF 1921) vier Hauptstadien unterschieden: Implantations-Zytotrophoblastwucherung (Ei SCH v. MÖLLENDORFFS), Umbildung des größten Teiles derselben zum Implantations-Syncytium (Ei BRYCE-TEACHER I), Ausbildung der zweiten Zytotrophoblastgeneration als Trophoblastschale der Autoren (Ei SIEGENBEEK), Auftreten einer zweiten Syncytiumgeneration, des Resorptions- oder Zottensyncytiums, das schon am Beginn der zweiten Zytotrophoblastgeneration erscheint, aber erst mit dem Ende der histiotrophischen Periode den intervillösen Raum

---

[1] Wenn wir hier statt der bisher verwendeten Bezeichnung der Periode als »embryotrophischer« von dem (zuerst von KISS [1921] vorgeschlagenen) Namen der Histotrophe oder Histiotrophe für das Nährmaterial der Frucht ausgehen, so folgen wir einer Anregung ROBERT MEYERS (Zentralbl. f. Gynäk. 1925, S. 1867), der darauf aufmerksam macht, daß »Embryotrophe« und »Hämotrophe« keine folgerichtige Gegenüberstellung enthalten, da die Ernährung dabei einmal aktiv, einmal passiv gemeint ist. Immerhin muß bemerkt werden, daß mit dem Ausdruck »histiotrophische Ernährung« (KISS schreibt »histotrophisch«; sprachlich sind wohl beide Formen richtig) hier etwas anderes gemeint ist als ursprünglich von KISS, weil die Bezeichnung nicht nur zerfallendes Gewebe, sondern auch Sekrete und Transsudate umfassen muß. Aus dem Wortsinn geht dies allerdings nicht unmittelbar hervor, kann aber wohl durch Übereinkommen in ihn hineingelegt werden.

überall auskleidet und den Stoffwechsel übernimmt. Zwischen das zweite und dritte Stadium fügt sich das des PETERSschen Eies als ein Übergangsstadium ein, bei welchem der Zytotrophoblast (nach einem Minimum der Entwicklung auf der Stufe BRYCE-TEACHER) wieder in mächtigere Wucherung gerät, während sich an der Peripherie des Eies noch sehr ansehnliche Reste des Implantationssyncytiums finden.

Da der Ausdruck »Trophoblastschale« in der Literatur vorwiegend auf die zweite zytotrophoblastische Wucherung unserer Einteilung angewendet wird, so ist es vorteilhaft, ihn von vorn herein auf diese zu beschränken; dann ist eine gemeinsame Bezeichnung für sämtliche vom Trophoblasten gebildete Hüllschichten des Eies erforderlich. Wir verwenden in diesem Sinn den Namen »Trophoblastmantel«, der demnach auch die verschiedenen Erscheinungsformen des Syncytiums mit umfaßt und von der »Trophoblastschale« begrifflich verschieden ist. Es muß übrigens ausdrücklich hervorgehoben werden, daß die Beschränkung der Bezeichnung Trophoblast auf den Zytotrophoblasten, wie dies in der gynäkologischen Literatur fast ausnahmslos geübt wird, durch die Geschichte der Bildung dieses Begriffes nicht gerechtfertigt ist und daher zur Vermeidung von Mißverständnissen unterlassen werden sollte; die Arbeiten der Morphologen vom Fach verwenden das Wort nach dem Willen seines Urhebers, HUBRECHT, für das gesamte Chorionektoderm der Säugetiere mit allen seinen Abarten.

Nun gibt es zweifellos physiologische Schwankungen in der Trophoblastentwicklung, die teils das Verhältnis zwischen Trophoblastdifferenzierung und Eigröße, teils das Mengenverhältnis zwischen Zytotrophoblast und Syncytium betreffen. So ist z. B. das Ei JUNG (1908) kleiner und auch in seiner Embryonalanlage weniger weit entwickelt als das Ei STRAHL-BENEKE (1910); trotzdem scheint bei dem letzteren das Implantationssyncytium noch in viel reicherem Maße an der Peripherie der Trophoblasthülle vorhanden zu sein. Ähnliche Unterschiede ergeben sich bei den einander sonst so nahe stehenden Eiern PETERS (1899) und SCHLAGENHAUFER-VEROCAY (1916); das letztere hat allerdings besonders stark blutgefüllte Lakunen (Lysolvergiftung!), so daß die Beurteilung der Massenverhältnisse des Trophoblastes schwierig ist, aber es scheint sowohl der Zytotrophoblast wie das Implantationssyncytium bei ihm viel weniger mächtig zu sein als bei dem ersteren.

Die zweite Generation des Zytotrophoblastes, die »Trophoblastschale«, ist der Mutterboden der Zotten, und ihre Entfaltung muß für die Ausbildung der letzteren von maßgebender Bedeutung sein. Man hat allerdings den Eindruck, daß das Chorionmesoderm aktiv in den Trophoblasten vorwächst, und so ist der Vorgang auch zumeist gedeutet worden (z. B. von ETERNOD 1909); trotzdem glauben wir auch hier dem Epithelgewebe die Führung zusprechen und annehmen zu sollen, daß die Tropho-

blastbalken und Zellsäulen das Mesoderm durch irgendeinen Chemo- oder Histotropismus veranlassen vorzuwachsen und ihm förmlich die Reihen öffnen. Wir befinden uns bei dieser Einschätzung der Bedeutung des Epithelgewebes in Übereinstimmung mit FISCHEL (1910); ja FISCHEL spricht sogar dem Bindegewebe die Fähigkeit zur Selbstdifferenzierung überhaupt ab und läßt nur abhängige Differenzierung zu. Mangelhafte Trophoblastentwicklung muß daher zu mangelhafter Zottenbildung führen. — Zottenarme Eier sind vereinzelt schon seit einiger Zeit bekannt; der Ausdruck scheint zuerst vom Grafen SPEE (1905) gebraucht worden zu sein.

Wir haben eine ganze Reihe von Beispielen aus der Literatur zusammengetragen, über die hiermit berichtet werden möge. Ihre Reihung (in nebenstehender Tabelle) kann nur eine ungefähre sein, weil die Objekte offenbar verschieden lang im Wachstum stehen geblieben und vielfach bereits in Rückbildung begriffen sind. Darauf weist schon der sehr wechselnde Befund an den Embryonen hin, von denen manche normal und fast lebensfrisch, andere wieder gänzlich zerfallen sind. In einigen Fällen mag die Mißbildung von vorn herein auch den Embryo betroffen oder selbst zum primären Ausfall desselben geführt haben.

Das jüngste derartige Ei ist wohl das vom Grafen SPEE (1905) beschriebene, von dem der Autor 1915 zwei farbige Übersichtsbilder gegeben hat. Das Ei stammt von einer Vergiftung mit Oxalsäure; die Uterusschleimhaut zeigt durch Furchen abgeteilte Felder, und im Bereich eines solchen prominenten Feldes »findet sich, eingebettet in einen Hohlraum im intergladulären Bindegewebe . . . , ein 1,5 : 2,5 mm großen Durchmesser aufweisendes zottenarmes Ei, mit sehr kleinem Embryonalgebilde im Innern. Zwischen Chorionoberfläche und Uteringewebe finden sich ab und zu geringe Mengen aus eröffneten Blutgefäßen ausgetretenen Blutes. Die Wände der Eikammer bestehen durchweg aus Elementen des interglandulären Bindegewebes des Uterus . . .« 1915 wird noch berichtet, daß sich Plasmoditrophoblast in der Form wie beim BRYCE-TEACHERschen Ei auch an der Peripherie der Zotten dieses (?) Eies findet und im Begriff zu sein scheint, durch Vakuolisierung zerrissen zu werden und verflüssigt zugrunde zu gehen.

Wenig älter ist das von BRYCE (1925) bearbeitete Ei VERNON-FAVELL, das 15 Tage nach Ausbleiben der Menses abortiert wurde. Es besitzt keine Zotten, nur sehr wenig »primitiven Plasmodiblasten« und auch keinen sekundären Zytotrophoblasten; die Oberfläche des Mesoderms ist daher nicht mit doppeltem Epithel bedeckt. Der Inhalt des Trophoblastmantels besteht aus sehr spärlichem Mesoderm; es handelt sich vielleicht um die Vorstufe einer Blasenmole. Die sehr kleine Embryonalanlage ist besonders durch die breite epitheliale Verbindung mit dem Trophoblasten bemerkenswert. Das Objekt steht dem Ei BRYCE-TEACHER hinsichtlich seiner Trophoblastausbildung nahe, ist aber sicher älter und auch von BRYCE als abnorm angesehen.

Nr.		Implantationshöhle (Chorion samt Zotten)	Chorionbinnenraum (Chorion ohne Zotten)	Embryo in mm	Bemerkungen
1.	Spee (1905)	—	1,5 : 2,5	? (sehr klein)	Suizid, Oxalsäure, in situ
2.	Vernon Favell (Bryce 1925)	—	2,9 : 1,8	0,15 : 0,1	Abortus (Mole?)
3.	Todyo II (1912)	5,5:4,5:4,5	4 : 3	0,8 mißbildet	Abortus, Mole
4.	Rossi Doria (1905)	6 : 5	—	?	Abortus
5.	Reichert (1873)	—	5,5 : 3,3	?	Suizid (Gift), in situ
6.	Leopold I (1897)	6 : 4—6,5	4 : 3,7	—	operativ, in situ
7.	Paladino (1907)	?	?	?	Abortus
8.	Maurer (1922)	etwa 9 : 4	—	unter 1	Abortus
9.	Meyer, A. W. (1919)	—	6 : 4 : 5	? (zerfallen) Dottersack 2 : 2,6 : 1,8	Abortus
10.	Delporte I (1912)	—	7 : 3	mißbildet	Abortus
11.	Boerma (1912/13)	—	6 : 3 : 2,5 (Mittel 4—5)	3 11—13 Ursegmente	Abortus, Embryo zu groß
12.	Hofmeier (1896)	—	4	2,5	Abortus, Embryo zu groß
13.	Hofmeier (1896)	—	5 : 1,9	—	Abortus
14.	Ruge (1898)	7,5 : 3	2 : 5—5,5	?	Abortus, 10 : 12 mm samt Kapsularis
15.	Cova (1907/08)	12,5	7 : 5 : 4,2	+ 2	Abortus, Embryo zu groß

Eigene Fälle:

Nr.		Implantationshöhle	Chorionbinnenraum	Embryo in mm	Bemerkungen
1.	G_4	7 : 7 : 9,5	4 : 3	?	Abortus
2.	Wa_{11}	11 : 9	8 : 6	0,12	0,12 : 0,1 Amnion, 0,5 : 0,3 Dottersack. Operativ (Myome), in situ
3.	Kraus	18,7 : 4,4	17,7 : 3	? (ca. 2)	1 : 0,5 Dottersack. Exitus (Leberatrophie), in situ
4.	G_3	24	—	2,4 (gestreckt etwa 3)	Embryo geknickt, abgestorben. Amnion mit Mitosen. Operativ (Myome)
5.	G_7	13,6 : 13 : 9	10,6 : 9,2 : 7	4,5 in Formol 4 in Alkohol	Abortus, Embryo zu groß
6.	Wint.	—	13 : 10	6,2	Abortus, Embryo zu groß

Hierher ist wohl auch das Ei II von Todyo (1912) zu rechnen. Es ist durch Auskratzung gewonnen und in Formol fixiert worden. Die Dimensionen sind merklich größer als die der eben beschriebenen Fälle. Der Embryo, 0,8 mm lang, läßt keine Organe erkennen, sondern bloß Amnion- und Dottersackhöhle. Die Zotten sind überhaupt spärlich und fehlen an der Kapsularis-Seite stellenweise gänzlich; alle Zotten sind kurz, plump, molenartig. Das Zottenepithel ist gewuchert, besonders das Syncytium. Im Zottenstroma finden sich schleimerfüllte Hohlräume, so daß man eine schleimige Degeneration dieses Stromas annehmen muß. — Hier ist der molenartige Charakter wesentlich deutlicher als bei dem vorigen Fall.

Das Ei von Rossi Doria (1905), dessen Trägerin vorher eine Gonorrhöe durchgemacht hatte, wurde ca. 24 Tage nach den letzten Menses abortiert und in Sublimat fixiert. Bemerkenswert ist, daß keine Menstruation ausgeblieben ist. Durch Zufall wurde das erbsengroße Ei vor der Fixation eröffnet; ob der Embryo dabei verloren ging oder von vornherein fehlte, bleibt unsicher. Der Autor schätzt das Ei auf 7—8 Tage, was nach unseren heutigen Kenntnissen selbstverständlich viel zu niedrig ist; es muß mindestens 20 Tage alt, kann aber auch, wenn die Entwicklung überhaupt eine abnorme war, merklich älter sein. Das Ei ist sehr sorgfältig und ausführlich verarbeitet und vom Autor für durchaus normal gehalten worden, doch zeigt das Übersichtsbild in sehr überzeugender Weise die unverhältnismäßig geringe Zottenzahl. An den vorhandenen Zotten ist allerdings der Trophoblast ziemlich gut entwickelt; doch sind die peripheren Reste der Trophoblastschale nur spärliche. Auffallend ist auch, daß der Kapsularis nur mehr fast vollständig atrophische Zotten gegenüber liegen.

Auch das lange Zeit als klassisch geltende Ei von Reichert (1873) muß hierher gehören. Zottenfreie Pole kommen bei normaler Entwicklung zu so früher Zeit (bzw. an der basalen Seite überhaupt) nicht vor; die Unmöglichkeit, eine Embryonalanlage aufzufinden, läßt es vollends als abnorm erscheinen, wie dies schon Kölliker und nach ihm Hofmeier (1896) betont haben. Es ist nicht anzunehmen, daß Reichert, ein genauer Kenner der mit den damaligen Hilfsmitteln so schwer darstellbaren Nagerkeime, den nach der Eigröße zu erwartenden Embryo von etwa $^1/_2$ mm Länge bei präparativer Durcharbeitung übersehen hätte.

Das jüngste der von Leopold (1897) beschriebenen Eier ist 15 Tage nach Eintritt der letzten (5 tägigen) Menses durch Totalexstirpation gewonnen und in Alkohol fixiert worden. Am Tage nach den Menses, also neun Tage nach der Operation, fand die letzte Kohabitation statt, und daher rechnet Leopold mit einem Alter von 7—8 Tagen. Rein nach den Dimensionen müßten wir das Ei auf drei Wochen schätzen; da es abnorm ist, kann es auch älter sein. Jedenfalls ist die letzte Blutung nicht als Menstruation aufzufassen: die Frau litt an einem Portio-Karzinom. Von einer Embryonalanlage wird nichts berichtet. Das Ei ist ungefähr auf einem Drittel seiner Oberfläche vollkommen zottenfrei, und auch die übrigen Zotten sind verhältnismäßig spärlich, wenn auch z. T. auffallend lang. Die glatte Zone liegt einer sehr dünnen geschlossenen Kapsularis gegenüber. An der Basis finden sich immerhin stellenweise reichliche Zytotrophoblastmengen (z. B. Textband Taf. II, Abb. 7); auch

die zur Dezidua gerechneten »wolkenartigen Haufen« von Zellen sind ihnen wohl zuzurechnen. Es ist denkbar, daß hier am glatten Teil des Chorions wegen mangelhafter Trophoblastentwicklung von vorn herein keine Zotten angelegt wurden.

Auffallend ähnlich ist dem LEOPOLDschen Ei das von PALADINO (1907) veröffentlichte Abortivei »der dritten Woche«, über welches aber außer einigen ganz guten Abbildungen (ohne Angabe der Vergrößerung) keine näheren Daten und auch keine Maßangaben vorliegen. Auch hier ist die eine der Kapsularis zugewendete Seite ganz zottenfrei.

Etwas größer ist das Ei von MAURER (1922; die angekündigte ausführliche Arbeit ist noch nicht erschienen). Das Ei wurde bei Abortus incipiens operativ entfernt. Die letzte Menstruation begann am 3. Nov. 1921, die Operation fand am 18. Dez. statt. Kohabitationen erfolgten am 18. und am 22. oder 23. Nov. Das in Formol fixierte Ei hatte 9 mm Querdurchmesser und ragte um etwa 4 mm über die Oberfläche der Dezidua vor. In der Mitte der Prominenz war ein kreisrunder Hof von 1,8 mm Durchmesser als kleiner heller Fleck erkennbar. Das Ei trägt hauptsächlich einen äquatorialen Zottengürtel; die Zotten sind dick, nicht verästelt. Von der Implantationsstelle scheint das Ei nicht gelöst zu sein, doch wird von einem Trophoblastpfropf nichts berichtet. »Sehr auffallend ist das fast gänzliche Fehlen des Zytotrophoblasten ... Der Zustand kann veranlaßt sein durch Krankheit des Keimes. Er kann auch so entstanden sein, daß der Zytotrophoblast hier gerade fertig aufgezehrt ist ... Eine individuelle Variationsbreite ist hier sicher anzunehmen.« »Das Zottenepithel ist zweischichtig, mit stellenweise fehlender LANGHANSschicht; das Syncytium bildet verschieden große, z. T. beträchtliche Auswüchse, die als Vorbereitung der weiteren Aussprossung der Zotten aufgefaßt werden.« »Außerdem liegen überall außerhalb der Zottenspitzen syncytiale Gewebsklumpen.« Der Spaltraum zwischen Zotten und Dezidua enthält nur sehr wenige Erythrozyten, »die von den Syncytiumelementen der Keimblase aufgefressen werden«. In den Zotten ist überall selbständige Gefäßbildung zu sehen, doch ist es fraglich, ob hier auch das Endothel der Gefäße angelegt wird. Am Dottersack ist eine Beteiligung des Entoderms an der Gefäßbildung »mit Sicherheit« nachzuweisen. Der noch flach ausgebreitete Embryo ist zerbrochen; er weist einen eigentümlichen Zellknoten im Embryonalschild auf, der an eine ähnliche Bildung bei dem FETZERschen Embryo erinnert.

Das von A. W. MEYER (1919) beschriebene Abortivei Nr. 1843 der Carnegie Collection, nochmals 1921 abgebildet, ist von sehr ungleich verteilten und der Länge nach sehr verschieden entwickelten Zotten bedeckt und besonders auf der einen Hälfte fast kahl. Allerdings sind einige Zotten auch bei Entfernung von Gerinninseln verloren gegangen. Das Aussehen ist unserer Fig. 7 nicht unähnlich, trotz der viel geringeren Dimensionen. Ein Embryonalschild ist nicht nachweisbar, die in Betracht kommende Gegend zerfallen. Das Menstrualalter beträgt 39 Tage.

Bei DELPORTE (1912, Fall 1, nicht zu verwechseln mit dem vom Autor verarbeiteten normalen Ei) handelt es sich um einen Abortus nach Implantation in gonorrhoischer atrophischer Schleimhaut; der Abortus erfolgte ungefähr 14 Tage nach dem Ausbleiben der Menses. Das Ei mißt 7 : 3 mm und ist im Ausmaß von 1 mm anscheinend überhaupt nicht

von Decidua bedeckt; das bloßliegende Chorion ist von degenerierten Ektodermzellen bekleidet. $^4/_5$ des Eiumfanges tragen Zotten, die vielleicht nicht abnorm angelegt, aber verklebt sind. Der Embryo ist in Zerfall begriffen und vielleicht auch mißbildet (der Dottersack füllt das Chorion fast aus). Unserer Meinung nach ist hier die Kapsularis bereits wieder zugrunde gegangen und mit ihr die Zotten am freien Eipol, eine Deutung, die auch DELPORTE selbst in Erwägung zieht, allerdings neben der Möglichkeit unvollständiger Implantation, die wir ablehnen.

Auch in dem Falle KISS (1921) fehlen Kapsularis und Zotten dem Uteruslumen gegenüber, aber hier handelt es sich wohl um postmortalen Verlust.

Ein auffallender Widerspruch zwischen Eigröße und Embryogröße besteht bei dem nach der Abbildung zottenarmen, aber als normal beschriebenen Ei von BOERMA (1913). Es handelt sich um ein in Formol fixiertes Abortivei, das der Autor im prallen Zustand auf 4—5 mm Choriondurchmesser (ohne Zotten) schätzt, also gleich dem Ei SIEGENBEEK, dessen Embryo auf der Entwicklungsstufe des Primitivstreifens steht, während hier ein Embryo von 3 mm Länge mit 11—13 Ursegmentpaaren vorhanden ist, dem ein Choriondurchmesser von mindestens 15 mm entsprechen würde. Der Embryo ist leicht mazeriert und wird auf »bestimmt weniger als 14 Tage« geschätzt, was sicher irrig ist. Daß sich kein Blut in dem anscheinend völlig leeren intervillösen Raum findet, ist sicherlich (entgegen der Meinung des Autors) abnorm, entweder postmortal bedingt oder eine Absterbenserscheinung. Die Angabe, daß die parietale Seite der Eikammer bis auf einzelne von Fibrin bedeckte Stellen mit deutlichem Endothel bekleidet sei, steht mit allen andern Befunden in Widerspruch. Auch die beschriebene Aufnahme von Erythrozyten durch das Synzytium (entsprechend älteren Angaben von MERTTENS und PETERS) kann durch ein so wenig einwandfreies Präparat nicht als Regel erwiesen werden.

Zwei offenbar hierher gehörige, wenn auch nicht als pathologisch gekennzeichnete Abortiveier hat HOFMEIER (1896) bearbeitet. Das eine hat 4 mm Choriondurchmesser (ohne Zotten) und ist kapsulariswärts zottenfrei, zeigt auch basal nur wenig Zellwucherung, enthält aber einen 2,5 mm langen, wie im Falle BOERMA unverhältnismäßig großen, »sehr wohl erhaltenen« Embryo. In dem zweiten, bei welchem die Durchmesser (ohne Zotten) 5 : 1,9 mm betragen, ist der Embryo zerfallen; wieder finden sich kapsulariswärts keine oder höchstens vereinzelte Zotten und basal nur wenig Zellwucherungen.

Gleichfalls der älteren Literatur gehört das Abortivei RUGE (1898) an. Es hat samt Dezidua 12 : 10 mm, der Eiraum 7,5 : 3 mm, das Chorion ohne Zotten 2 : 5—5$^1/_2$ mm im Durchmesser. Das Ei hat keine Ektoblastschale und nur wenige Zotten, 6—8 auf einem Schnitt oder selbst weniger. Der Autor hält aber dieses Verhalten für normal und die starke Ektoblastwucherung bei dem damals eben publizierten, etwa gleich großen Ei SIEGENBEEK für pathologisch. Im übrigen steht die Abhandlung noch durchwegs auf dem Boden älterer Anschauungen.

COVAS Objekt (1907) ist ein Abortivei, das 14 Tage nach Ausbleiben der Menses von einer bis dahin gesunden Frau ausgestoßen wurde. Das Ei liegt in einer Fruchtkammer von 12,5 mm Durchmesser,

die lichten Durchmesser des Chorions betragen 7 : 5 : 4,2 mm, die Länge des eingerollten Embryos, der ein gegliedertes Gehirn und ein in Verschluß begriffenes Hörbläschen besitzt, ist etwas über 2 mm. Der Embryo ist nicht besonders gut erhalten. Er ist für sein Chorion wieder entschieden zu groß und würde einem solchen von fast 20 mm Durchmesser entsprechen. Die geringe Zahl, die Kürze und fehlende Verzweigung der Zotten sowie die sehr schwache Entwicklung des Trophoblastes ist aus den Bildern deutlich zu erkennen. Das Alter des Eies ist jedenfalls auf mehr als 3 Wochen anzusetzen. Dem intervillösen Raum sind kleine Blutlakunen vorgeschaltet. — Mit den Ausführungen über die polare Differenzierung des menschlichen Eies sind wir ganz einverstanden.

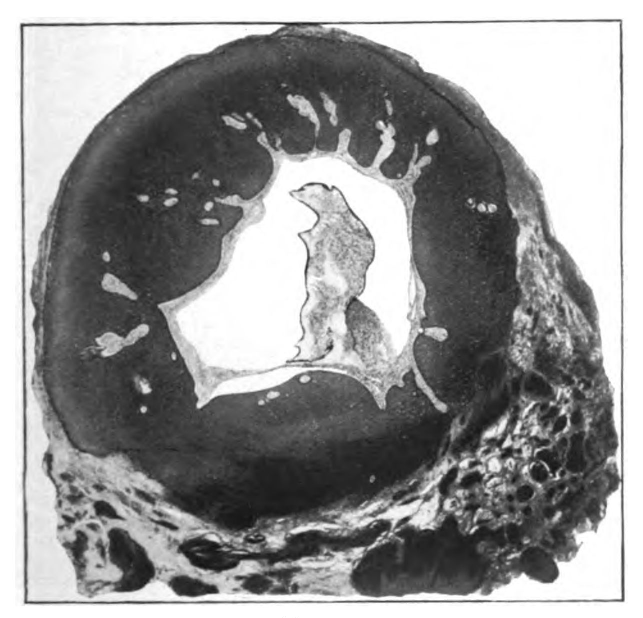


Fig. 1.
Durchschnitt durch das Ei G_4 in der Gegend der Embryonalanlage. Vergr. 9mal.

Eine Reihe von offenbar zottenarmen Eiern wird auch bei MALL 1910) und MALL und MEYER (1921), sowie in früheren Arbeiten, namentlich klinischer Autoren erwähnt; doch hat in den betreffenden Fällen immer die Untersuchung der (pathologischen) Embryonen in erster Reihe gestanden, und der Zustand des Chorions wird nur mehr nebenbei erwähnt. Histologische Befunde solcher Fälle fehlen fast ganz.

Zu diesen Eiern kommt eine Reihe eigener Fälle. Wahrscheinlich hat jeder Sammler menschlichen Materials derartige Stücke in der Hand gehabt, sie aber nicht der Veröffentlichung wert gehalten; oft sind ja gerade solche Objekte nach der Zerlegung in Schnitte eine große Enttäuschung, da der Eiinhalt abnorm ist.

1. Ein von Herrn Dr. E. Gross in Prag gespendetes Ei (Ei G_4, Fig. 1) wurde gerade zum Menstruationstermin (nach Koitus) samt der ganzen Dezidua ausgestoßen; die Dezidua ist in zwei großen Stücken, entsprechend den beiden Uteruswänden, abgegangen. In dem einen dieser Stücke saß nahe dem innern Muttermund das nach der Längsachse des Uterus etwas gestreckte, wenig über erbsengroße Ei. Das Ei ist stark durchblutet, der Embryo nicht gut erhalten und überdies bei der Anfertigung der Schnittserie leider beschädigt. Er steht etwa am Beginn

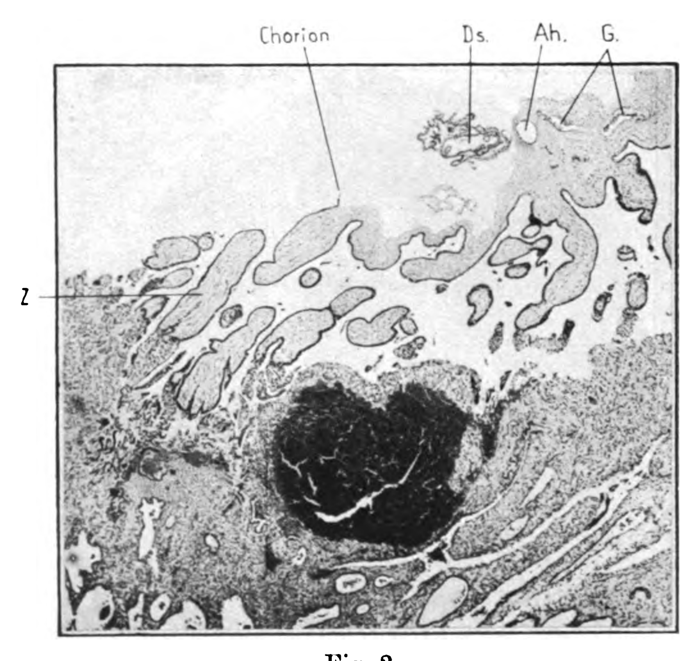


Fig. 2.
Schnitt durch das Ei Wa₁₁ mit dem Embryo. Vergr. 25 mal.
Ah Amnionhöhle, *Ds* Dottersack, *G* Gefäß, *Z* Zotten, in Abb. 3 stärker vergrößert.

der Ausbildung der Neuralrinne. Der Durchmesser der auf dem Querschnitt nahezu kreisförmigen, durch das Blut maximal gedehnten Implantationshöhle beträgt etwa 7 mm, der der Chorionhöhle nur 4 : 3 mm. Beide Dimensionen sind für die vermutete Entwicklungsstufe des Embryo zu klein. Vom Chorion gehen spärliche, wenig verzweigte Zotten ab; Zellinseln und periphere Trophoblastmassen fehlen fast gänzlich. Die Zottenspitzen sind durch lang gezogene dünne Zellsäulen und durch Fibrinfäden an die Dezidua befestigt. Das Zottenepithel ist zweischichtig. Auch hiernach ist das Ei viel zu klein; es ist kleiner als das Siegenbeeksche Ei, in welchem die Trophoblastschale so mächtig entwickelt ist

und das Mesoderm erst rund die Hälfte des Schalendurchmessers durchwachsen hat.

2. Das Ei Wa_{11}, von Herrn Prof. G. A. WAGNER, Prag, gespendet, ist operativ gewonnen und in situ untersucht. Der myomreiche Uterus wurde sofort nach der Exstirpation eröffnet und in Formol fixiert. Bis auf eine kleine, an der Eikuppe gelegene Verletzung bei Eröffnung des Uterus unversehrt, schien das Objekt nach seinen Dimensionen einen



Fig. 3.
Zotten des Eies Wa_{11} mit ziemlich normalen Zellsäulen und mit Durchdringungszone. Vergr. 100mal.

besonders wertvollen Embryo zu versprechen; doch gelang es auch nach Halbierung des Eies nicht, über diesen ins Klare zu kommen. Ein kleiner, gelblich gefärbter, abnorm beweglicher Körper, der als Dottersack angesprochen werden mußte, innerhalb eines mäßig reichlichem Magmas und ein kurzer Bauchstiel, beide basalwärts gelegen, waren erkennbar; aber der eigentliche Embryo schien zu fehlen. Erst die Schnittserie brachte eine Aufklärung. In den Haftstiel ist eine sehr kleine, als Am-

nionhöhle zu deutende Blase eingeschlossen (Fig. 2); sie zeigt nur die Andeutung eines Schildes, im übrigen ist sie von ganz niedrigem Epithel ausgekleidet. Der Dottersack, an dem unverkennbare, aber in Rückbildung begriffene Blutinseln zu sehen sind, hängt mit dem Schild nur lose zusammen[1]. Der Embryo ist also mißbildet, zurückgeblieben und in Auflösung begriffen. Dem Chorion würde ein Embryo von etwa 1 mm Länge entsprechen.

Auch die Untersuchung des Chorions zeigt gewisse, wenn auch nicht sehr auffällige Abweichungen von der Norm. Die reichlich entwickelten Zotten erscheinen stellenweise leicht hydropisch, zumeist aber normal. Gefäße sind so ziemlich überall zu finden, doch sind nur die des Dottersacks und Haftstiels mit Blut gefüllt, ja überfüllt (Fig. 2), die der Zotten enthalten keine Blutkörperchen (Fig. 3). Die Zotten sind fast durchwegs schon von zweischichtigem Epithel überzogen. Zellinseln fehlen fast gänzlich (Fig. 2), und auch die peripheren Trophoblastmassen sind nur stellenweise (Fig. 3) etwas stärker entwickelt, aber auch da bei weitem nicht in dem Maße wie bei dem in den Dimensionen ähnlichen Ei Frassi. Auf dem größten Teil der Eiperipherie sind sie wesentlich schwächer ausgebildet als in Fig. 3, wie auch aus Fig. 2 hervorgeht. Immerhin ist eine Durchdringungszone (Umlagerungszone der Autoren) nachweisbar.

---

[1] Die Trennung von Schild und Dottersack ist bereits beschrieben worden, und zwar von Streeter (1919a und b). Am Haftstiel des 0,92 mm langen, normalen Hauptembryos (Embryo Mateer) finden sich zwei getrennte Bläschen von 0,1 und 0,03 mm Durchmesser, die als Amnionhöhle und Dottersack eines von vornherein rudimentären oder stark zurückgebliebenen Zwillings gedeutet werden. In dem größeren Bläschen besteht auch eine Andeutung eines Embryonalschildes, während das Epithel des kleineren, von dem des größeren verschieden, mit dem Dottersackepithel späterer Stadien eine gewisse Ähnlichkeit hat. Streeter weist darauf hin, daß die Distanz der Bläschen nicht größer ist als in dem Falle Bryce-Teacher, in welchem ihre Trennung allerdings immer als postmortal aufgefaßt wird. Eine ähnliche Trennung in dem Ei Johnstone (1914) ist wahrscheinlich gleichfalls postmortal erfolgt (s. zu dem Ei auch Teacher 1924). Streeter schließt an seine Beschreibung die Vermutung, daß man bei sorgfältigem Suchen vielleicht öfter an der plazentaren Anheftung der Nabelschnur kleine Epithelbläschen als Reste von im Wachstum zurückgebliebenen Zwillingen finden könnte und daß somit die Neigung des Menschen zur Zwillingsbildung vielleicht größer sei als gewöhnlich angenommen wird. Einen ähnlichen Gedankengang hat übrigens schon Neugebauer (1913) auf Grund der Untersuchung reifer und abortiver Plazenten geäußert, und Planchu (1906) hat eine hühnereigroße Zyste auf der fetalen Seite der Plazenta vermutungsweise als rudimentären Zwilling gedeutet.



Fig. 4.
Schnitt durch das Ei Kraus mit Embryo und Dottersack. Vergr. 12mal.

Man kann hiernach das Ei nicht zottenarm nennen, aber immerhin noch trophoblastschwach. Offenbar lag nur ein geringer Grad von Minderwertigkeit des Trophoblastes vor; die relativ dünne Trophoblast-hülle wurde von den Zotten bald ganz durchwachsen und zur Zottenbekleidung aufgebraucht. Trophoblast- und Embryomißbildung sind



Fig. 5.
Ei G_3 eröffnet. Man sieht den verkrümmten Embryo in unverhältnismäßig großem Amnion, den spindelförmigen Dottersack und das reichliche Magma. Vergr. 5 mal.

offenbar koordiniert, die leichte hydropische Verdickung der Zotten aus dem Fehlen der Abfuhr der resorbierten Stoffe infolge Ausbleibens des fötalen Kreislaufes zu erklären.

3. Stärker pathologisch ist das Chorion eines Eies, das ich der Freundlichkeit des Herrn Doz. E. J. Kraus in Prag verdanke (Fig. 4). Es stellt einen zufälligen Sektionsbefund bei einer an genuiner Leberatrophie Verstorbenen dar; die Frau mag etwa 10—14 Tage krank gewesen sein. Die histologische Erhaltung ist nicht einwandfrei, und besonders die

Embryonalanlage (die vielleicht beginnende Urwirbelbildung aufweist) hat stark gelitten, so daß nähere Angaben über sie kaum zu machen sind. Doch gibt es keinen Anhaltspunkt für die Annahme vorzeitigen Absterbens oder abnormer Entwicklung des Embryos. Unser Übersichtsbild zeigt eine (wohl postmortal) wenig turgeszente, abgeplattete Keimblase von 17,7 : 3 mm Choriondurchmesser, in einer Implantationshöhle, die nur wenig größer ist (18,7 : 4,4 mm). Weite Strecken des Chorions erscheinen zottenfrei; die ausgebildeten Zotten sind kurz, und freie Trophoblastmassen, Zellsäulen, Zellinseln und basales Ektoderm, fehlen fast gänzlich. Der Unterschied wird recht auffallend, wenn man etwa das in seinen äußeren Umrissen sehr ähnliche, den Dimensionen nach allerdings kleinere Ei FRASSI daneben hält.

4. Das von Herrn Dr. E. GROSS gespendete Ei G_3 wurde durch Totalexstirpation wegen multipler Myome gewonnen. Bei vorsichtigster Eröffnung des Uterus löste sich das sehr weit distal (nahe dem innern Muttermund) implantierte, 24 mm (samt den Zotten) im Durchmesser haltende Ei unversehrt aus dem Eibett. In ZENKERscher Flüssigkeit eröffnet, zeigte es neben reichlichem Magma einen eigentümlich verkrümmten Embryo in einem relativ sehr weiten Amnionsack und einen abnorm langen spindelförmigen Dottersack (Fig. 5). Der knapp hinter dem Kopf mehr als rechtwinklig nach rechts abgebogene Embryo erwies sich bei mikroskopischer Untersuchung als abgestorben, die Gewebe am Beginn der Auflösung stehend und kleinzellig infiltriert. Die Größe des Embryos (2,4 mm) ist dem Chorion ungefähr entsprechend, wenn man die durch Ausgleichung der Knickung korrigierte Länge von etwa 3 mm einsetzt. Das Amnion zeigt auffallenderweise Mitosen. Der Dottersack ist histologisch in ähnlicher Rückbildung begriffen wie der Embryo. Während die Untersuchung des gelösten Chorions wenig Auffälliges darbietet (vielleicht sind die Zellinseln spärlicher als normal), fehlen an der Plazentarstelle Trophoblast und Fibrinoid größtenteils, und namentlich sind nur geringe Zeichen von Eindringen des Trophoblastes in die Dezidua nachweisbar.

Der Befund an der Plazentarstelle legt die Annahme bestehender Trophoblastschwäche zumindest nahe. Vielleicht ist auch die leichte Lösung des Eies aus seinem Bett auf sie zu beziehen, wenn nicht ein Operationstrauma vorliegt. Wie im Falle Wa_{11} kann die immerhin fragliche Trophoblastschwäche aber nicht die Ursache des Absterbens des Embryos, sondern nur eine Nebenerscheinung sein, die freilich ihrerseits wahrscheinlich später auch genügt hätte, das Fortschreiten der Gravidität zu verhindern.

5. Gleichfalls von Herrn Dr. Gross stammt das Ei G_7, ein Abortivei, eine Stunde nach Abgang in Formol fixiert. Der abgeplattete, haselnußgroße Körper war bei solcher Kleinheit durch zwei kahle Pole auffallend, während den Äquator ein Gürtel wohl entwickelter Zotten umgab (Fig. 6). Das Ei enthielt einen durchaus normalen, aber auffallend großen Embryo (in Formol 4,5 mm, in Alkohol 4 mm lang), der sich bei mikroskopischer Untersuchung als zwar nicht ganz frisch, jedoch verwendbar erwies. Der Embryo muß bis zum Beginn des Abortus gelebt haben. Dem Chorion würde ein Embryo von etwa 2 mm entsprechen.

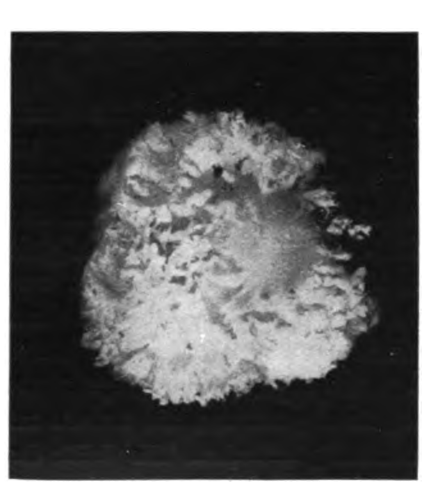


Fig. 6.
Ei G_7, nicht ganz 3mal vergrößert, den einen zottenfreien Pol zeigend.

6. Das von uns bereits in dem Sammelwerke von Halban-Seitz (Biologie und Pathologie des Weibes, Bd. VI, 1925) abgebildete, geschlossen eingelangte Abortivei Winternitz (von Herrn Dr. Winternitz in Oschitz, Böhmen, freundlichst gespendet) ist ziemlich unregelmäßig mit spärlichen, langen Zotten besetzt, zwischen denen kahle Felder sichtbar sind (Fig. 7). Wenn auch einzelne Zotten abgerissen sein mögen, so ist das Aussehen des ganzen Objektes doch ein ungewöhnliches. Es besteht ein Mißverhältnis zwischen dem kleinen Choriondurchmesser einerseits, der geringen Zottenzahl und großen Zottenlänge andererseits. Ebenso aber besteht ein Mißverhältnis zwischen Chorion- und Embryogröße; denn der eingeschlossene 6,2 mm lange Embryo hat die halbe Länge des Choriondurchmessers und ist daher wieder viel zu groß. Dem Chorion würde ein Embryo von 2—3 mm entsprechen. Der Embryo ist durchaus normal und äußerlich nicht mazeriert; die mikroskopische Untersuchung ergibt allerdings starke Gewebsveränderungen.

Entsprechend der fortschreitenden Entwicklung tritt an den jüngeren Stadien hauptsächlich die mangelhafte Ausbildung der Trophoblastschale, an den älteren die Zottenarmut hervor. Für die Trophoblastschale ist daran festzuhalten, daß sie normalerweise immer in großem Überschuß gebildet und bei dem Auswachsen des Zottenmesoderms nicht zum Zottenepithel aufgebraucht wird, so daß Eier ohne Zellinseln und periphe-

res Ektoderm abnorm sind. Auch wird die Schale bei einem normalen Ei ringsum gebildet, und ebenso ist auch ein normales, etwas älteres Ei zunächst an der ganzen Oberfläche von Zotten besetzt; die Zotten stehen so dicht, daß man nirgends Einblick bis auf die Chorionmembran gewinnt, und zottenfreie Pole sind vielleicht bis zum dritten Monat der Entwicklung, mindestens aber bis zu Kleinapfelgröße des Eies (4—5 cm Durchmesser) abnorm. Erst dann beginnt die Zottenatrophie am Kapsularpol deutlich zu werden. Wir befinden uns da in Übereinstimmung mit KÖLLIKER, der gleichfalls den dritten Monat als Termin angibt. Basal kommt ein zottenfreies Feld im Laufe der normalen Entwicklung überhaupt nicht vor. Gewisse Unterschiede in der Länge der Zotten können allerdings von Anfang an bestehen, und besonders sind die der Kapsularis zugewendeten Zotten meist von Anfang an schwächer als die andern. Eine ganze Reihe von offenbar normalen jungen Eiern besitzt einen stärkeren äquatorialen Zottengürtel; erst nach Ausbildung geregelter Kreisläufe in den mütterlichen wie den fötalen Blutbahnen erlangen die basalen Zotten regelmäßig das Übergewicht.

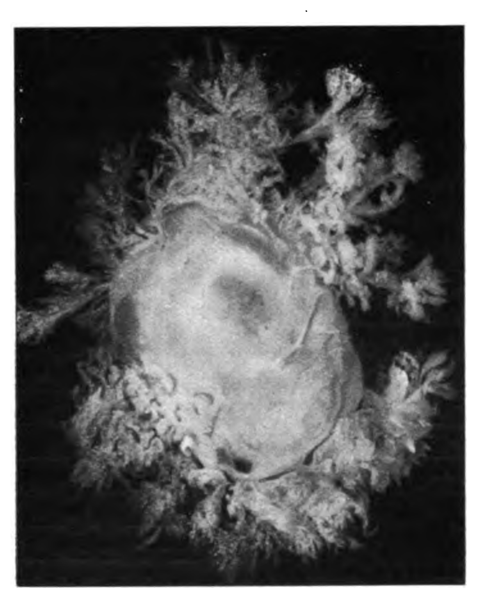


Fig. 7.
Ei WINTERNITZ, 3mal vergrößert. Der Rücken des Embryos schimmert durch das Chorion durch.

Schon die jüngsten Eier (Sch v. MÖLLENDORFFS und BRYCE-TEACHER I) zeigen querovale Gestalt; äquatorial stärkere Zotten finden wir bei den Präparaten P. MEYER, SIEGENBEEK, DEBEYRE, ETERNOD, STREETER, INGALLS, KEIBEL 1910, ja selbst KEIBEL-FRASSI (die Objekte der Größe nach geordnet; Kasuistik und weitere Ausführung des Themas sollen demnächst in einer Darstellung der Plazentation im Rahmen der »Deutschen Frauenheilkunde« gegeben werden), während andere junge Objekte ringsum fast gleichmäßige oder eher von Anfang an basal stärkere Zotten aufweisen. Vielleicht hängt dies auch mit dem zyklischen Entwicklungsgrad der Schleimhaut zur Zeit der Implantation und der Tiefe der letzteren zusammen; da das Ei normalerweise im Bereich der Decidua compacta verbleibt, so werden Trophoblastmantel und Zottenentwicklung von der Dicke und Abbaufähigkeit der Dezidua einerseits und der Auflösungskraft des Eies andererseits abhängen. Doch scheinen sich solche

Dinge später auszugleichen und nicht zu pathologischer Zottenverteilung zu führen (s. S. 218).

Nun haben besonders ETERNOD (1909) und DEBEYRE (1912) die Anschauung verfochten, daß primär stets ein dorsales (basales) und ventrales[1] (kapsulariswärts gelegenes) zottenfreies Feld vorhanden sei; nach ETERNOD ist das ventrale Feld von Anfang an kleiner und verschwindet früher als das dorsale, um dann nochmals für kurze Zeit sichtbar zu werden. Erst relativ viel später setzt an dieser Stelle die normale Zottenatrophie ein. Innerhalb des dorsalen Feldes soll die Insertion des Haftstieles liegen. Das Verschwinden der Felder soll durch Zusammenschieben der Zotten bewirkt werden. Doch liegen den ETERNODschen Untersuchungen unter anderem auch mehrere Abortiveier zugrunde, die gerade hierfür kein brauchbares Material darstellen. Daß Ausnahmsfälle auch bei normalen Eiern vorkommen können, läßt sich nicht ganz abstreiten und ein solcher Fall mag bei dem Ei DEBEYRE vorliegen, das operativ gewonnen ist und neben dem zottenfreien Insertionsgebiet des Haftstiels eine besonders große Zotte trägt — an die von SELENKA beschriebene Zentralzotte junger Affenkeime erinnernd, aber sonst beim Menschen nicht beobachtet. Am ehesten können derartige Abänderungen durch lokale Besonderheiten in der Mukosa hervorgerufen sein, wie bei dem Ei MEYER-RUEGG (1912), bei dem ein Gerinnsel in der Dezidua die Entwicklung des Chorions lokal gehemmt hat (siehe hierüber P. MEYER 1924). Daß aber auch operativ gewonnene Eier abnorm sein können, ist klar und wird durch unsere eignen Fälle bestätigt. Keinesfalls ist es berechtigt, etwa das REICHERTsche Ei als typisch für junge Eier abzubilden, wie dies immer noch in Lehrbüchern geschieht. Das Ei ist, wie wir in der Kasuistik auseinander gesetzt haben, nicht nur durch seine beiden zottenfreien Pole, sondern auch durch das Fehlen der Embryonalanlage abnorm. Wir sind in der Ablehnung derartiger Befunde ganz einig mit A. W. MEYER (1921), der sagt: »Small chorionic vesicles, with one or two opposite bare areas, and others with sparsely set villi are not rare. ... I do not believe that bare areas in the basal and capsular regions of a young conceptus can be regarded as normal«.

Die Unmöglichkeit des Vorkommens vergänglicher kahler Felder wird ganz klar, wenn man den Vorgang der Zottenentstehung aus den einzelnen Stadien zu rekonstruieren versucht. Die Zotten entstehen bei den jungen Eiern durch Einwachsen des Mesoderms in die Trophoblast-

[1] Die Bezeichnung ETERNODS geht von der normalen Orientierung des Keimes aus; dieser liegt der basalen Seite zunächst mit seiner Rückenfläche an.

schale (vgl. vorn S. 199) und nur, solange eine solche dem Chorion anliegt; mit der Ausbildung des zweischichtigen Epithels auf der Chorionplatte ist unserer Meinung nach die Entstehung neuer Zotten zumindest höchst unwahrscheinlich geworden. Wir möchten nicht einmal so weit gehen wie A. W. MEYER (1921): »I did not get the impression that, except in the first few months, much interpolation of villi occurs later in development«; die Zeit der Zottenneubildung ist auf die ersten drei Wochen beschränkt. So können kahle Felder nicht nachträglich Zotten ausbilden; aber auch die ETERNODsche Vorstellung von dem Zusammenschieben der Zotten scheint uns nicht durch Befunde gestützt und bei dem innerhalb des Chorions herrschenden (intraovulären) Druck schwer vorstellbar. Wanderungen der Zotten mögen allerdings vorkommen, aber hauptsächlich im Zusammenhang mit dem Wachstum der Chorionplatte, und dann die Zotten auseinander, nicht zusammen führen. Die Zotten sind anfangs teils baum-, teils strauchförmig; durch Einbeziehung des Stammes in die Chorionplatte können die Seitenzweige zu selbständig abgehenden Stämmen werden, und dadurch steigt die Gesamtzahl der selbständigen Zottenabgänge allerdings noch eine Zeitlang, ohne daß es sich aber um eine Neubildung von Zotten handelt. Wir stellen uns den Vorgang ähnlich der Einbeziehung der anfangs unpaaren Lungenvene in den linken Vorhof des embryonalen Herzens vor. Eine Deckung eines zottenfreien Feldes kann aber auf diese Weise kaum erfolgen.

Nur ein Sonderfall eines kleinen, kapsulariswärts gelegenen kahlen Feldes bedarf noch der Erwähnung; besonders mit Rücksicht auf Veröffentlichungen der letzten Zeit. Das Feld betrifft die Stelle des Verschlußpfropfes, wie er zunächst 1916 von SCHLAGENHAUFER und VEROCAY und im Jahre 1924 von drei Seiten (TEACHER, P. MEYER, v. MÖLLENDORFF) beschrieben wurde. Vorher war schon MEYER-RUEGG (1912) auf die Bildung aufmerksam geworden; ein älterer, anders gedeuteter Befund rührt von HERZOG (1909) her, Reste des Pfropfes beschreibt TEACHER nachträglich bei den Eiern BRYCE-TEACHER I und JOHNSTONE, Anklänge daran bzw. Reste davon mögen bei den Eiern STOLPER (1906), LINZENMEIER (1914; von v. MÖLLENDORFF 1925 auf Grund neuerlicher Untersuchung des Objektes in Abrede gestellt), JUNG (1908), TODYO I (1912) und RUGE (1898) vorliegen, und schließlich hat PETERS (1925) die Frage neuerlich bearbeitet, unter Veröffentlichung des Falles KRETZ I, den er nicht hierher rechnet, während wir selbst auf Grund des uns von Prof. PETERS freundlichst zu Kenntnisnahme vorgelegten Präparates den Fall für ein Spätstadium der Pfropfbildung halten möchten. Es handelt sich dabei um den Verschluß der Implantationslücke durch ein besonderes

Gewebe, das die meisten Autoren als Trophoblast (allenfalls als besondere Abart desselben) erklären, während HERZOG und v. MÖLLENDORFF dasselbe für dezidual halten. Strittig ist außerdem, ob die Bildung regelmäßig (aber zeitlich verschieden begrenzt) oder, wie v. MÖLLENDORFF will, nur bei trophoblastschwachen Eiern, die nicht imstande waren, sich vollständig zu implantieren, auftritt, ob sie abgestoßen und durch ein normales, zottentragendes Chorion unter einer ergänzten Kapsularis ersetzt werden kann oder, wenigstens in Fällen abnormer Größe oder abnorm langer Erhaltung, zur Zerstörung des Eies durch Platzen führt. Hier genüge es, auf diese auch von uns bereits diskutierte Frage (in dem Artikel in HALBAN-SEITZ 1925 und bei PETERS) hinzuweisen. P. MEYER bringt die Pfropfbildung in Beziehung zu dem »ventralen« kahlen Feld ETERNODS.

Wiederholt wird von den Autoren an beginnende Blasenmolenbildung gedacht. Hydropische Blähung der Zotten kann aber auch durch den Mangel eines embryonalen Kreislaufes (bei Mißbildung des Embryos) bedingt sein; die Entstehung einer Blasenmole ist eigentlich mit der Annahme einer Trophoblastschwäche kaum vereinbar.

Auf primären Defekt der Gefäßanlagen in den Zotten führt HINSELMANN (1921) die Blasenmole zurück. Seine Vermutung hat viel für sich; doch ist in solchen Fällen wohl nur das Mesoderm, nicht das Ektoderm des Keimes von einer Hemmungsbildung betroffen.

Wichtig ist, besonders für die Gewinnung einwandfreien embryologischen Materiales, das häufig beobachtbare Mißverhältnis zwischen Eigröße und Embryogröße bzw. seiner Entwicklungsstufe. Allerdings läßt sich keine ganz strenge Reihung auch der normal erscheinenden Fälle durchführen, und wir selbst haben 1924 ganz auffallende Schwankungen in der Größe gleichweit entwickelter ganz junger Embryonen (bis über das Doppelte der Länge) zusammengestellt. Zwei markante Beispiele der letzten Zeit sind das Ei von P. MEYER (1924) und das Ei Wo v. MÖLLENDORFFS (1925). Bei dem ersteren ist der Embryo zwar nicht der Länge nach, aber durch Ausbildung eines Primitivstreifens mit Kopffortsatz so weit entwickelt, daß andere Eier erst mit dem doppelten oder dreifachen Durchmesser die gleiche Embryonalstufe erreichen. Bei dem zweiten ist umgekehrt der Embryo, der noch keinen Primitivstreifen ausgebildet hat, relativ zurückgeblieben und etwas zu klein. Besonders bei dem sonst so schönen und unseren Erwartungen so gut entsprechenden Embryo P. MEYER können mit Rücksicht auf seine geringe Größe gewisse Zweifel an der normalen Entwicklung kaum unterdrückt werden. In den Fällen unserer gegenwärtigen Zusammenstellung aber ist das Mißverhältnis oft besonders augenfällig, und hauptsächlich betrifft es

ältere Entwicklungsstufen, für die derartige Größenschwankungen anderweitig nicht bekannt sind; denn die Regelmäßigkeit scheint bei fortschreitender Entwicklung größer zu werden. Überdies handelt es sich meist nicht um zu kleine, sondern um zu große Embryonen. Dies gilt hauptsächlich für die Fälle BOERMA und HOFMEIER und unsere Fälle G_7 und WINTERNITZ. Solche Embryonen haben die anfangs im Magma gespeicherten Reservestoffe aufgebraucht, und die schlechte Zirkulation in den ungenügend entwickelten Zotten mag die Auffüllung des Exocoeloms verhindert haben. Vielleicht führt aber die Trophblastschwäche auch direkt zu ungenügendem Wachstum des Chorions. — Das Vorkommen zu großer Embryonen wird auch von MALL (1910) erwähnt, ohne daß aber daran weitere Schlüsse geknüpft würden.

Auch zu kleine Embryonen sind beobachtet. Hierher mögen die Fälle Graf SPEE, BRYCE und unser Fall Wa_{11} gehören, ferner einige Fälle der Kasuistik, in denen kein Embryo gesehen wurde. Es ist aber mindestens fraglich, ob in diesen Fällen die Kleinheit der Embryonalanlage durch ungenügende Ernährung bedingt ist. Denn Kleinheit der Anlage wie vollständiges Fehlen derselben, das für einzelne Fälle gleichfalls in Betracht kommt, kann entweder auf einen primären Bildungsmangel oder auf mangelhafte Ernährung, Absterben und Auflösung der Anlage zurückgehen.

Ursache unserer Mißbildung ist wohl in erster Linie Unterentwicklung des Trophoblastmantels als primäre, derzeit kausal nicht weiter analysierbare Mißbildung; es ist aber doch auch denkbar, daß ungünstige Beschaffenheit der Schleimhaut, namentlich Krankheit derselben, seltener vielleicht auch Hypoplasie, einen ungünstigen Nährboden abgeben. Besonders für das Ei DELPORTE I und vielleicht auch für den Fall ROSSI DORIA kommt dieser Gesichtspunkt in Betracht; in beiden Fällen ist in der Anamnese Gonorrhöe verzeichnet, und die Schleimhaut ist im ersten Fall deutlich atrophisch. Für unsere Fälle ist auf das zweimal beobachtete Vorkommen multipler Myome und auf den Fall von Leberatrophie hinzuweisen, bei dem die Implantation jedenfalls vom Beginn der Todeskrankheit zeitlich nicht sehr weit entfernt gewesen sein kann. Es ist ferner nicht unwahrscheinlich, daß gerade die Eier, an denen bei guter Ausbildung äquatorialer Zotten kahle Pole erscheinen, in Anpassung an einen ungünstigen Nährboden zur Rückbildung der Polzotten gelangt sind. Der Abortus ist auch in solchen Fällen nicht aufzuhalten, aber nicht durch das Ei, sondern durch die Mutter bedingt. Die hier gesammelten Fälle werden sich daher wohl bei fortschreitender Erkenntnis in eine primär und eine sekundär bedingte Gruppe auflösen lassen. —



Kein Anhaltspunkt besteht bisher für die Annahme eines Zusammenhanges deletärer, zum Abortus führender Zottenarmut mit Implantation in normaler, aber nicht »implantationsreifer« Schleimhaut, das ist mit Früh- oder Spätimplantation im menstruellen Zyklus. Denn es ist nicht bekannt, daß Konzeptionen außerhalb des Konzeptionsoptimums häufiger von Abort oder Mißbildung gefolgt wären als solche innerhalb desselben.

In diesem Zusammenhang kann vielleicht auch auf die in unserem Material zweimal verzeichnete Implantation knapp über dem innern Muttermund hingewiesen werden. Vielleicht spricht sie — normalen Mechanismus des Eitransportes in den betreffenden Fällen vorausgesetzt — für Minderwertigkeit des Eies, das zu spät die Implantationsreife erreicht hat; doch sind gerade auf diesem noch vielfach dunklen Gebiet Schlüsse schwer zu ziehen.

Die praktische Wichtigkeit der geschilderten Abnormität scheint uns zunächst darin zu liegen, daß sie eine Erklärung für eine Reihe von Fällen spontanen Aborts in frühen Stadien gibt; denn die beschriebenen Fälle waren wohl alle verloren, auch wenn sie zufällig vorher zur Untersuchung gelangten. Auf die Bedeutung für den Embryologen wurde bereits hingewiesen. Die Mißbildung ist offenbar gar nicht selten, bei Abortiveiern sogar relativ häufig, und muß desto öfter auch in situ angetroffen werden, je jüngere Fälle zur Beobachtung gelangen.

Die wesentlichen Punkte unserer Ausführungen sind die folgenden:

1. Mangelhafte Entwicklung des Trophoblastes überhaupt, besonders aber der zweiten Zytotrophoblastgeneration, der sogenannten Trophoblastschale, ist eine typische Entwicklungsstörung; wir bezeichnen sie als Trophoblastschwäche. Sie führt in weiterem Verlauf zur Zottenarmut des Eies und schließlich zum Abortus. Der Embryo kann bis zum Schluß am Leben bleiben und normal entwickelt sein; doch sind Mißbildungen und vorzeitiges Absterben des Embryos nicht selten, und vielleicht kommt auch Agenesie des Embryos vor.

2. Die Zottenarmut kann zur Entstehung unregelmäßiger kahler Stellen oder zur Ausbildung kahler Pole führen. Bei Eiern mit einem Durchmesser unter 4 cm ist ein kahler kapsulariswärts gelegener Pol abnorm; nur im Hinblick auf die noch nicht genügend geklärte Frage des Verschlußpfropfes ganz junger Stadien ist eine Einschränkung zu machen. Ein kahler basaler Pol ist unter allen Umständen abnorm.

3. Ein stärkeres Mißverhältnis zwischen Ei- und Embryogröße, besonders ein auffälliges Überwiegen der letzteren, ist meist mit Zottenarmut des Chorions verbunden.

4. Ätiologisch dürfte in der Regel die Unterentwicklung des Trophoblastes die primäre Entwicklungsstörung sein. Daneben kommt wahrscheinlich auch die Einbettung in kranker oder hypoplastischer Schleimhaut mit sekundärer Trophoblaststörung vor, die vielleicht besonders an dem Auftreten kahler Pole bei Erhaltung eines normalen äquatorialen Zottengürtels schuld ist. Dagegen läßt sich ein Einfluß der Einbettung in gesunde, aber postmenstruell unreife oder prämenstruell überreife Schleimhaut auf pathologische Zottenentwicklung bisher nicht nachweisen.

5. Der Mißbildung kommt klinische Bedeutung zu als Ursache des Abortus; aber auch für embryologische Untersuchungen ist ihre Kenntnis wichtig.

Schriftenverzeichnis.

Boerma, N. J. A. F., Beitrag zur Kenntnis der Einbettung des menschlichen Eies. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. 37. 1913.

Bryce, Th. H., Note on a very early pathological human ovum. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. 76. 1925.

Cova, E., Über ein menschliches Ei der zweiten Woche. Arch. f. Gynäk. 83. 1907.

Debeyre, A., Description d'un embryon humain de 0,9 mm. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 48. 1912.

Delporte, F., Contribution à l'étude de la nidation de l'œuf humain etc. Bruxelles 1912.

Eternod, A. C. F., L'œuf humain. Genève 1909.

Fischel, A., Über die Differenzierungsweise der Keimblätter. Arch. f. Entw.-Mech. 30. 1910.

Grosser, O., Zur Kenntnis der Trophoblastschale bei jungen menschlichen Eiern. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. 66. 1922.

—— Junge menschliche Embryonen (der dritten und vierten Woche). Ergebn. d. Anat. u. Entw. 25. 1924.

—— Entwicklungsgeschichte des Menschen von der Keimzelle bis zur Ausbildung der äußeren Körperform; vergleichende und menschliche Plazentationslehre. In: Halban-Seitz, Biologie und Pathologie des Weibes, Bd. 6. 1925.

Hofmeier, M., Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der menschlichen Plazenta. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. 35. 1896.

Johnstone, R. W., Contributions to the study of the early human ovum. Journ. of obst. a. gyn. of the British Empire 30. 1904.

Kiss, F., Ein junges menschliches Ei. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. 62. 1921.

Leopold, G., Uterus und Kind. Mit Atlas. Leipzig 1897.

Mall, F. P., Die Pathologie des menschlichen Eies. In: Keibel-Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Bd. 1, 1910.

Mall, F. P. and Meyer, A. W., Studies on abortuses: a survey of pathological ova in the Carnegie embryological collection. Carnegie Contributions to Embryology, Vol. 12. 1921.

Maurer, F., Ein junges menschliches Ei. Verhandl. d. anat. Ges. Erlangen. Anat. Anz. 55, 1922, Ergänzungsheft.

Meyer, A. W., Uterine, tubal and ovarian lysis and resorption of conceptuses. Biolog. Bulletin 36. 1919.

—— The villi in abortuses. In Mall and Meyer, 1921, siehe oben.

Meyer, P., Ein junges menschliches Ei mit 0,4 mm langem Embryonalschild. Arch. f. Gynäk. 122. 1924.

v. Möllendorff, W., Über das jüngste bisher gekannte Abortivei (Ei SCH). Zeitschr. f. Anat. u. Entw. 62. 1921.

—— Zur Frage der Bildung der Decidua capsularis nach Präparaten vom Ei Wo. Ebenda, 74. 1924.

—— Das menschliche Ei Wo(lfring). Implantation, Verschluß der Implantationsöffnung und Keimesentwicklung beim Menschen vor Bildung des Primitivstreifens. Ebenda, 76. 1925.

Neugebauer, F. v., Kasuistischer Beitrag zur ungewöhnlichen Fruchtbarkeit des Weibes. Zentralbl. f. Gynäk. 1913.

Paladino, G., Nuovi studii sulla placentazione della donna. Atti R. Accad. Med.-Chir. Napoli No. 1. 1907.

Peters, H., Über den Verschluß der Einbruchspforte bei der Nidation des menschlichen Eies. Arch. f. Gynäk. 124. 1925.

Planchu, Über Cysten auf der fötalen Seite der Placenta. Thèse de Lyon, cit. nach Zentralbl. f. Gynäk. 1906, S. 198.

Rossi Doria, T., Über die Einbettung des menschlichen Eies, studiert an einem kleinen Ei der zweiten Woche. Arch. f. Gynäk. 76. 1905.

Ruge, C., Über die menschliche Plazentation. Verh. d. Ges. f. Geb. u. Gynäk. Berlin, Zeitschr. f. Geb. u. Gynäk. 39. 1898.

Spee, F. Graf, Epidiaskopische Demonstration eines jungen Stadiums der menschlichen Eieinbettung. Verh. d. D. Ges. f. Geb. u. Gynäk., XI. Vers. Kiel 1905, erschienen Leipzig 1906.

—— Anatomie der Schwangerschaft. Döderleins Handbuch d. Geburtshilfe. Bd. 1. 1915.

Streeter, G. L., A human embryo (Mateer) of the presomite period. Carnegie Contributions to Embryology 9. 1919.

—— Formation of single-ovum twins. Johns Hopkins Hosp. Bull. 30. 1919.

Teacher, J. H., On the implantation of the human ovum and the early development of the trophoblast. Journ. of obst. a. gyn. of the British Empire, 31, 1924 und Zeitschr. f. Anat. u. Entw. 76, 1925.

Todyo, R., Ein junges menschliches Ei. Arch. f. Gynäk. 95. 1912.

—— Über ein junges pathologisches menschliches Ei. Ebenda 98. 1912.

Das Binnengerüst in den Zellen einiger Organe des Menschen.

Von

Fr. Kopsch.

Mit 38 Textfiguren.

(Eingegangen am 14. Oktober 1925.)

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 222
II. Material und Methode 223
III. Beschreibung 227
1. Das Binnengerüst in Spinalganglienzellen 227
2. Das Binnengerüst in sympathischen Ganglienzellen . . 231
3. Das Binnengerüst in den Epithelzellen des Plexus chorioideus ventriculi lat. 232
4. Das Binnengerüst in den Epithelzellen der Tracheadrüsen und ihrer Ausführungsgänge 236
5. Das Binnengerüst in den Zellen des Flimmerepithels . . 243
6 Das Binnengerüst in den Zellen des Magenepithels und der Fundusdrüsen 245
A. Das Binnengerüst im Oberflächenepithel und im Epithel der Vorräume 245
B. Das Binnengerüst der Hauptzellen und der Belegzellen 251
7. Das Binnengerüst in den Zellen der BRUNNERschen Drüsen und ihrer Ausführungsgänge 254
8. Das Binnengerüst in den Epithelzellen des Darms . . 257
9. Das Binnengerüst in den Drüsenzellen der Bauchspeicheldrüse 260
10. Das Binnengerüst in den Epithelzellen der Prostatadrüsen 263
11. Das Binnengerüst in den Epithelzellen der Samenblase . 267
12. Das Binnengerüst in den Epithelzellen der COWPERschen Drüse und ihrer Ausführungsgänge 267
IV. Zusammenfassung und allgemeine Betrachtungen 269
Die Beziehungen zwischen Binnengerüst und Drüsensekretion 273
Die chemische Zusammensetzung der Substanz des Binnengerüstes 276
Schrifttum 280

I. Einleitung.

Das Binnengerüst ist meist an tierischen Zellen untersucht und beschrieben worden; in Zellen menschlicher Organe wurde es nur selten dargestellt.

Dies ist wohl hauptsächlich bedingt dadurch, daß die Methoden, mit denen dieses Zellorgan bisher sichtbar gemacht werden konnte, mehr oder weniger unzuverlässig sind und vor allem frisches Material von jungen Tieren erfordern.

Nach CAJALS Angaben (1915) sind für seine Uransilbermethode am geeignetsten von höheren Wirbeltieren junge Kaninchen und Katzen von 1—20 Tagen. Bei Erwachsenen ist die Imprägnation unsicherer; manchmal aber erhält man vorzügliche Ergebnisse auch bei erwachsenen Kaninchen und Katzen, ferner beim einige Monate alten Hund und sogar beim erwachsenen Menschen unter der Bedingung, daß die Organe ganz frisch sind. Jedoch ist beim Erwachsenen die Imprägnation meistens zufällig und unvollständig. Deshalb soll man junge Tiere nehmen, wenn der Charakter der Untersuchung es erlaubt.

Die Uransilbermethode wird von mancher Seite als sicherste bezeichnet. Dies scheint mir nicht zutreffend, wenn man bedenkt (vgl. DEINEKA 1912, KOLSTER 1913, CARLETON 1919), daß für jedes Gewebe und jedes Tier das Optimum an Zeit für die Konservierung und für die Silberbehandlung ausgeprobt werden muß, und wenn man berücksichtigt die Erfahrungen mit der Osmiummethode in den Arbeiten von KOPSCH (1902) von BERGEN (1904), WEIGL (1912), PERRONCITO (1910), POLUSZYNSKI (1911) und zahlreichen anderen.

Die Osmiummethode ist mir bisher allerdings nicht gelungen am Zentralnervensystem der Wirbeltiere, nur HOLMGREN (1904) ist »nach etwas Mißerfolg endlich dahin gelangt«, das Binnengerüst in den Vordersäulenzellen von neugeborenen Kaninchen durch primäre Osmierung zu färben. Für das Zentralnervensystem der Wirbeltiere ist also die Uransilbermethode zur Zeit überlegen. An Nervenzellen der Krustazeen aber gibt die Osmiumbehandlung, wie POLUSZYNSKI (1911) sagt, die »schönsten und präzisesten Bilder«; sie ist allerdings launenhaft und unberechenbar.

Seit ihrer Modifikation durch KOLATCHEV (1916) ist sie aber außerordentlich zuverlässig und gelingt, abgesehen vom Zentralnervensystem erwachsener Wirbeltiere, fast immer, und zwar auch bei alten Tieren und beim erwachsenen Menschen.

Dadurch sind nunmehr die Hauptschwierigkeiten behoben, welche verhinderten, das Binnengerüst in Zellen des Menschen darzustellen. Ein weiterer, ein gering anzuschlagender Vorteil dieser Modifikation besteht darin, daß sie noch ausgezeichnet gelingt an Material, das mehrere Stunden (nach meinen bisherigen Erfahrungen 4¼ Stunden) nach dem Tode des Körpers konserviert wird.

Angesichts der Tatsache, daß wir das Binnengerüst nur von wenigen Zellen des Menschen kennen, habe ich eine Anzahl menschlicher Organe mit der Methode Kopsch-Kolatchev behandelt und werde im folgenden hauptsächlich die morphologischen Verhältnisse schildern, werde aber auch zu einigen schwebenden Fragen Stellung nehmen, soweit es die in dieser Arbeit geschilderten Tatsachen erlauben.

Über das Binnengerüst in den Zellen der Tränendrüse des Menschen habe ich vor kurzem berichtet in der Festschrift für Graf Spee (Kopsch 1925).

II. Material und Methode.

Das Material stammt von zwei Enthaupteten, einem jüngeren Manne von 22 Jahren und einem älteren Manne von 44 Jahren.

Die verschiedenen Organstückchen gelangen entsprechend dem Fortschreiten der Sektion frühestens nach ½, spätestens nach 4¼ Stunden in die Konservierungsflüssigkeit. — Die genauen Angaben finden sich weiter unten bei den einzelnen Organen. — Die Verarbeitung zeigt, daß sogar empfindliche Zellbestandteile, z. B. Schleimkörnchen in den Epithelzellen des Magens noch 2¼ Stunden, Zymogenkörnchen der Pankreaszellen noch 2¾ Stunden nach dem Tode des Körpers vollkommen erhalten bleiben. Die Substanz des Binnengerüstes besitzt noch nach 4¼ Stunden ihre charakteristische Eigenschaft, die Osmiumsäure zu reduzieren.

Die Behandlung erfolgt nach Kopsch-Kolatchev, d. h. nach Kolatchevs Modifikation meiner Methode. Sie wurde in Deutschland rühmlich bekannt durch die Arbeiten von Nassonov (1923, 1924) — deren ausgezeichnete Bilder zu einem nicht geringen Teil auf der vorzüglichen Methode beruhen —, weil die Zeitschrift (Arch. russ. d'Anat., d'Hist., d'Emb.), in der Kolatchevs Arbeit erschienen ist, in Deutschland nicht zu erhalten war. Nachdem ich durch die freundliche und dankenswerte Vermittelung der Herren Professoren Gerschuny, Deineka und Dogiel die bisher erschienenen Bände der Archives russes erhalten habe, glaube ich im allgemeinen Interesse

zu handeln, wenn ich die technischen Angaben KOLATCHEVS wörtlich mitteile[1].

[1] KOLATCHEV schreibt (1916, S. 385): »Pour étudier l'appareil réticulaire intracellulaire, j'employais d'abord l'imprégnation de cette formation par l'acide osmique d'après la méthode de KOPSCH et SJÖVALL. La méthode de SJÖVALL, qui est une modification de celle de KOPSCH, déforme notablement plusieurs éléments du tissu, probablement à la suite d'une fixation par la formaline insuffisamment persistante pour le traitement postérieur. C'est pourquoi, et aussi pour certaines autres considérations théoriques, j'ai modifié la méthode dé KOPSCH tout autrement que ne l'a fait SJÖVALL: j'ai combiné les procédés mitochondriaux de fixation avec l'imprégnation ultérieure de l'objet par l'acide osmique.

Le processus de mon traitement des tissus est le suivant:

1. La fixation par le mélange de MEVES, de HERMANN ou un autre quelconque des liquides ci-dessus. La durée de la fixation est de 24 heures environ. On obtient aussi de bons résultats avec une durée plus grande (jusqu'à 8 jours), et quelquefois un laps de temps plus court (de 6—12 heures) suffit.

2. Le lavage dans l'eau courante ou l'eau destillée, souvent renouvelée, d'une durée de 4—5 heures.

3. L'imprégnation par une solution d'acide osmique de 2 % ou de 1 % dans le thermostate à une t⁰ de 33—35° C, durant 4—6 jours. Si la solution pour une cause quelconque devient foncée avant 4 jours, il est nécessaire de la changer; si la solution devient foncée après ce terme, on n'a pas besoin de la changer dans la plupart des cas, mais il faut en sortir les pièces de tissu pour le traitement ultérieur. Quatre à cinq cc. de la solution OsO_4 sont tout à fait suffisants pour 3—4 petites pièces.

4. Le lavage dans de l'eau destillée souvent renouvelée (on peut employer aussi l'eau courante), de 30 minutes à 1 heure; un lavage plus prolongé ne donne aucun avantage.

5. La déshydration accélérée par des alcools de force croissante, en commençant par 50° . . .

Lors du procédé de l'imprégnation par l'acide osmique, j'employais le liquide fixateur de MEVES, de même que tous les autres mélanges applicables dans ce cas, avec 2—3 gouttes d'acide acétique glacial ou avec 1—2 gouttes de fort acide nitrique (poids spéc. 1,40) ou bien encore sans acide. J'employais le liquide de HERMANN modifié (cette modification appartient au docteur S. LÉVIN qui avait travaillé dans le laboratoire du professeur DOGIEL): chlorure de platine à 1/2 %—14 cc., acide osmique à 2 %—6 cc., acide acétique glacial — 2—3 gouttes.

Outre ces mélanges j'en ai employé encore d'autres, le mélange d'ALTMANN, FLEMMING, CHAMPY (Arch. d'Anat. micr. T. XIII. 1911—1912). De plus j'en ai appliqué quelques nouveaux: a) acide phosphowolframique à 1 %—16 cc., acide osmique à 2 %—4 cc., acide acétique glacial — 2—3 gouttes (ou acide nitrique — 1—2 gouttes); b) acide phosphowolframique à 1 % — 8 cc., acide chromique à 1 % on bichromate de potassium à 3 % — 8 cc., acide osmique à 2 % — 4 cc.; c) chlorure de platine à 1/2 % — 8 cc., acide chromique à 1 % on bichromate de potassium 3 % — 8 cc., acide osmique à 2 %—4 cc.

Als ich das Material konservierte, das zu dieser Arbeit verwendet ist, war ich nur angewiesen auf NASSONOWS Mitteilungen und verfuhr nach dessen Angaben.

Kleine Stückchen (von 3—5 mm Seitenlänge und etwa 30—50 cmm Masse) des 22jährigen Mannes wurden 24 Stunden konserviert in: 2%iger Osmiumsäurelösung 2, 1%iger Chromsäurelösung 4, 3%iger Kaliumbichromatlösung 4, mit Zusatz von 2—3 Tropfen einer 0,1%igen Pyrugallussäurelösung zu je 10 ccm der Mischung. Darauf werden sie 24 Stunden in fließendem Wasser gewaschen, dann in 1%ige Osmiumsäurelösung übertragen, deren Wirkung sie bei + 30—35° C während 3, 4, 5 oder 6 Tagen überlassen werden.

Von jedem Organ werden vier Stückchen in Gesamtmaße von etwa 120—200 cmm gelegt in 10 ccm der Konservierungsflüssigkeit und später in etwa 3 ccm 1%iger Osmiumsäure, die durch frische Lösung ersetzt wird, falls sie sich erheblich geschwärzt hat. Die vier Stückchen werden nach 3, 4, 5 oder 6 Tagen der Osmiumwirkung weiter behandelt.

Das Material von dem 44jährigen Mann wird in derselben Flüssigkeit konserviert, jedoch ohne Pyrogallussäure, 53 Stunden lang, dann 24 Stunden in fließendem Wasser gewaschen und mit 1%iger Osmiumsäurelösung bei + 30—36° C während neun Tagen behandelt.

Die weitere Bearbeitung ist für sämtliche imprägnierte Stücke gleich. Sie werden nach kurzem Auswaschen oder auch direkt aus der Osmiumsäure durch die steigende Alkoholreihe (50, 60, 70, 80, 95, 99,8%) entwässert, kommen zweimal in Kajeputöl, dann durch Xylol, Xylolparaffin in Parafffn.

Die Schnittdicke ist je nach Bedarf 2—5 μ. Ich würde es vorgezogen haben, sämtliche Schnitte gleich dick (etwa 4 oder 5 μ) zu machen, um eine gleichmäßige Grundlage für die Vergleichung der Dichte und der Masse des Gerüstes zu haben. Leider ergeben sich dabei Schwierigkeiten bei sehr engmaschigem Gerüst oder bei kleinen mit Sekretkörnchen dicht erfüllten Drüsenzellen. Bei solchen muß man dünnere Schnitte anfertigen, falls die Sekretkörnchen durch Färbung hervorgehoben werden sollen. Bei geringerer Schnittdicke enthält das Bild weniger Gerüstbalken. Dies muß berücksichtigt werden, wenn man vergleichen will. Deshalb soll bei jedem Bild die Schnittdicke angegeben werden.

Von den bei der Konservierung und Imprägnierung gemachten Erfahrungen scheinen folgende erwähnenswert:

Keine Imprägnation des Gerüstes habe ich erhalten bei Zentralnervensystem, Schilddrüse, Leber. In den Zellen der Schilddrüse sind zwar zahlreiche Granula geschwärzt, aber keine Balken.

Der Zusatz von Pyrogallussäure, den NASSONOW selber wieder aufgegeben hat, bringt keinen erkennbaren Nutzen oder Schaden.

Die verwendete Konservierungsflüssigkeit dringt bei den verschiedenen Organen ungleich tief ein. Am besten wird eine je nach dem Organ verschieden breite peripherische Zone. Diese ist am schmalsten bei drüsigen Organen, zwischen deren Endkammern nur spärliches Bindegewebe liegt, zumal wenn die Zellen mit Sekretkörnchen dicht erfüllt sind (Pankreas, Tränendrüse, Parotis, Magenschleimhaut, Nierenrinde). Von solchen Organen wird man deshalb kleinere Stücke (1—2 mm Seitenlänge) nehmen, als bei Drüsen mit reichlicherem Bindegewebe (Tracheadrüsen, Schweißdrüsen der Achselhöhle, Marksubstanz der Niere), bei denen die Stücke größer (2—3 mm Seitenlänge) sein können. Ganz besonders günstig ist die Prostata mit ihren weiten Drüsenlichtungen und dem lockeren Zwischengewebe. Da ihre Zellen außerdem ein kräftiges Binnengerüst besitzen, so kann die Prostata neben Spinalganglien, Tracheadrüsen, Tränendrüse sehr empfohlen werden zur Anfertigung von Präparaten über das Binnengerüst. Die ungleiche Tiefenwirkung der Konservierungsflüssigkeit zeigt sich weniger am Binnengerüst, als an den Sekretkörnchen. Selbst wenn in den zentralen Teilen eines Stückes die Drüsengranula nicht erhalten sind, ist das Gerüstwerk gut und deutlich imprägniert.

Bei langdauernder Osmierung werden die Zellen oft im ganzen sehr dunkel. Dadurch schwindet namentlich bei dickeren Schnitten der Gegensatz zwischen Binnengerüst und Zytoplasma; bei dünneren Schnitten macht sich das natürlich weniger bemerkbar.

Zur Abschwächung habe ich (1925) eine dünne Lösung von Wasserstoffsuperoxyd empfohlen: 2 Tropfen der offizinellen (etwa 3%igen) Wasserstoffsuperoxydlösung auf 50 ccm Aqua destillata. Diese Verdünnung wirkt schon in wenigen Sekunden (15—60) genügend ein. Man kann natürlich noch viel schwächere Lösungen benutzen, die dann entsprechend länger einwirken müssen.

Bei langer Osmierung färben sich die Plastosomen, aber meist nur in grauer Farbe, während das Binnengerüst schwarz ist.

III. Beschreibung.

1. Das Binnengerüst in Spinalganglienzellen (Fig. 1—4).

Spinalganglienzellen sind wohl am häufigsten von allen Zellen der Wirbeltiere zu Untersuchungen über das Binnengerüst verwendet worden. Sie sind groß und haben ein sehr stark entwickeltes Binnengerüst, das durch die verschiedenen Gerüstmethoden unschwer dargestellt werden kann.

Mit GOLGIS Methoden und ihren Abarten haben GOLGI (1898, 1899), RETZIUS (1900), SOUKHANOFF (1901), JAWOROWSKI (1902), COLLIN und LUCIEN (1909), LEGENDRE (1910), mit der Osmiumimprägnation haben KOPSCH (1902), MISCH (1903), VON BERGEN (1904), SOUKHANOFF (1904), SJÖVALL (1905), WEIGL (1912), COWDRY (1913), HOLMGREN (1914), mit CAJALS Uransilbermethode haben NEMILOFF (1908) und CAJAL (1915), mit BESTAS Methode der Autor selber, mit HOLMGRENS Trophospongienmethode haben HOLMGREN (1902), KOPSCH (1902), VON BERGEN (1904), NEMILOFF (1908) und COWDRY (1913) Spinalganglienzellen zahlreicher Wirbeltiere bearbeitet.

Vertreter aller Wirbeltierklassen wurden verwendet, und zwar Katze, Hund, Seehund, Igel, Meerschweinchen, Eichhörnchen, Maus, Ratte, Kaninchen, Rind, Ziege, Pferd, Ente, Huhn, Taube, Sperber, Schildkröte, Ringelnatter, Frosch; verschiedene Fischarten.

Vom Menschen aber haben nur SMIRNOW (1902) und HOLMGREN (1902) einiges beschrieben; COLLIN und LUCIEN (1909), die ebenfalls menschliche Spinalganglienzellen untersucht haben, beschränken ihre Darstellung auf das Meerschweinchen; auch VON BERGEN (1904) hat spinale Ganglienzellen eines 25 jährigen hingerichteten Mannes und eines sechs Monate alten Fötus bei der Untersuchung der Kanälchen verwendet, gibt aber keine Abbildung und erwähnt auch bei der Schilderung nicht besonders die Befunde am Menschen.

SMIRNOW (1902) untersucht Spinalganglien der Lendengegend eines menschlichen Fötus von vier Monaten, der ganz frisch in seine Hände kam. Neben anderen Beobachtungen teilt er Befunde von HOLMGRENschen Saftkanälchen und vom Binnengerüst mit. Er erhielt es durch Konservierung mit einer Mischung von gleichen Teilen einer 1 % Osmiumsäurelösung und einer 5 % Kaliumbichromatlösung mit folgender Behandlung durch 1 % Silbernitratlösung.

Die Saftkanälchen werden dargestellt an Material, das durch FLEMMINGS Flüssigkeit konserviert, mit Eisenhämatoxylin oder



Anilinfarben gefärbt war. Die Kanälchen sind verschieden weit, »zuweilen setzen sie sich vom Protoplasma aus in den Kern fort, wo sie unmittelbar in die hellen, kanälchenartigen, netzbildenden Strecken übergehen. Das intrazelluläre Kanälchennetz setzt sich außerhalb der Zelle fort, indem es aller Wahrscheinlichkeit nach in die Lymphräume übergeht, welche in dem interstitiellen Bindegewebe des Nervenknotens vorhanden sind«.

Das Bild des Binnengerüstes entsteht nach Smirnow durch die Chromsilberimprägnation der Kanälchen, »welche stellenweise netzartig miteinander verbunden erscheinen; an einem Punkte ist der Ausgang eines solchen Ganges aus dem Zellkörper in das Zwischengewebe des Ganglienknotens bemerkbar«.

Holmgren (1902) bildet ab in Fig. 26 einen Schnitt von der Spinalganglienzelle eines jungen, hingerichteten Mannes, die, mit Carnoys Gemisch konserviert, das durch Resorzin-Fuchsin gefärbte Trophospongiennetz zeigt, und in Fig. 22 zahlreiche Saftkanälchen einer Ganglienzelle aus einem wegen Trigeminusneuralgie entfernten Ganglion Gasseri eines Mannes von etwa 50 Jahren, die mit Formalin konserviert und mit Toluidinblau-Erythrosin gefärbt ist.

Das Trophospongiennetz wird gebildet durch Ausläufer der intrakapsulären Zellen, welche die anliegende Spinalganglienzelle durchsetzen und in ihr ein Netz bilden. Die Saftkanälchen entstehen innerhalb der Balken des Trophospongiennetzes dadurch, daß sich Vakuolen in ihnen bilden, die dicht hintereinander aufgereiht sich sekundär zu Kanälchen verbinden. Diese entleeren sich an der Oberfläche der Nervenzelle in Lymphräume.

Technisches: Das Material, welches ich meiner Beschreibung zugrunde lege, stammt vom sechsten Halsganglion des 22jährigen Mannes. $2^1/_2$ Stunde nach dem Tode werden sechs kleine Stückchen von je etwa 80 cmm Masse in 10 ccm der Konservierungsflüssigkeit gelegt; sie verweilen in ihr 24 Stunden, werden 28 Stunden in fließendem Wasser gewaschen und kommen dann in 3 ccm 1 %iger Osmiumsäurelösung bei 30—35° C, in der sie 3, 4, 5 oder 6 Tage bleiben. Nach 6 Tagen ist das Binnengerüst am dunkelsten und vollständigsten im Vergleich zu den kürzere Zeit osmierten Stücken; trotzdem zeigt die Mehrzahl der Ganglienzellen auch nach 6 Tagen das Gerüst nur hellgrau, nur in einer kleineren Zahl ist es schwarz. Im Gegensatz zu der primären Osmierung nach Kopsch, bei der das Binnengerüst in der peripherischen Zone des Stückes sich meist nicht färbt, ist es bei Kolatchevs Modifikation auch in den dicht an der bindegewebigen Kapsel des Ganglions liegenden Zellen geschwärzt.

Befunde: Die Zellen enthalten schon reichlich Pigment (Fig. 1 und 2). Der Größe nach kann man kleine, mittelgroße und große

Ganglienzellen unterscheiden. Das Binnengerüst besitzt, wie die Fig. 1—4 zeigen, auch beim Menschen die bei allen Wirbeltierklassen festgestellten Grundeigenschaften, wie sie zuerst von Golgi und dann

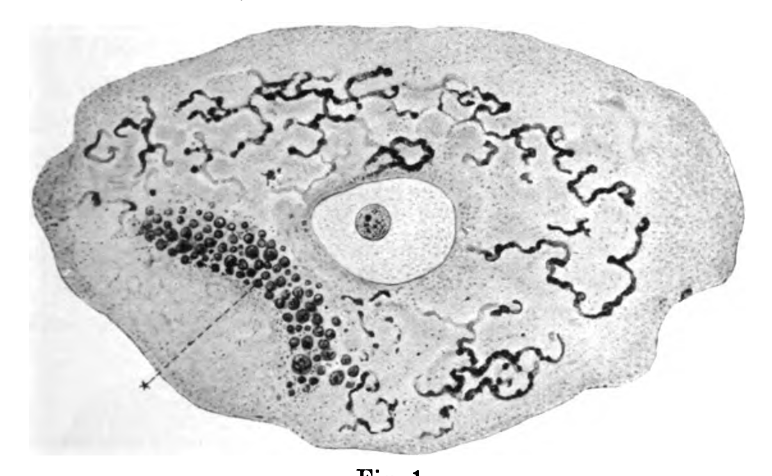


Fig. 1.
Mittelgroße Spinalganglienzelle, Binnengerüst, VI. Halsganglion, 22jähriger Mann. Kons. in Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 %ige Osmiumsäurelösung 6 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1000 : 1. * Pigment.

von allen späteren Untersuchern in gleicher Weise geschildert werden: Es besteht aus rundlichen oder bandartigen, dünneren oder dickeren, meist glatten, aber auch rauhen, höckerigen Fäden, die sel-

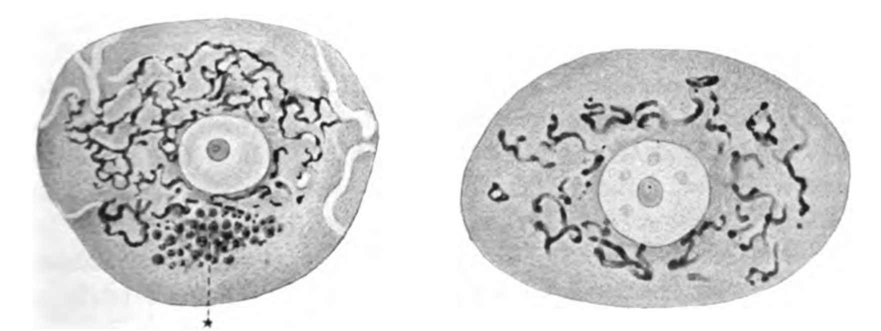


Fig. 2. Fig. 3.
Fig. 2 und 3. Kleine Spinalganglienzellen, Binnengerüst, in Fig. 2 auch Kanälchen, VI. Halsganglion, 22jähriger Mann. Kons. in Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 %ige Osmiumsäurelösung 6 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1000 : 1. * Pigment.

tener wie aus aneinandergereihten Körnern zusammengesetzt scheinen. Die Fäden sind in mannigfacher Weise miteinander verbunden, wobei an den Verbindungsstellen kleinere Verdickungen auftreten; andere Fäden enden frei.

Die Masse des Gerüstwerkes ist verschieden in den einzelnen Zellen. In den einen ist es lockerer, in anderen dichter, ohne daß irgendeine Eigenschaft der Zelle, z. B. Lage oder Größe, dabei bestimmend wäre. Nur in den größten Zellen findet man es oft als isolierte Bündel oder Schlingen.

In einigen wenigen Zellen fand sich die zuerst von Golgi (1899) beim 20 Jahre alten Pferde, dann auch von mir (Kopsch 1902) bei Rana gefundene lobuläre Anordnung an den peripherischen Teilen des Gerüstes, wovon der Tangentialschnitt einer Zelle (Fig. 4) ein Bild gibt.

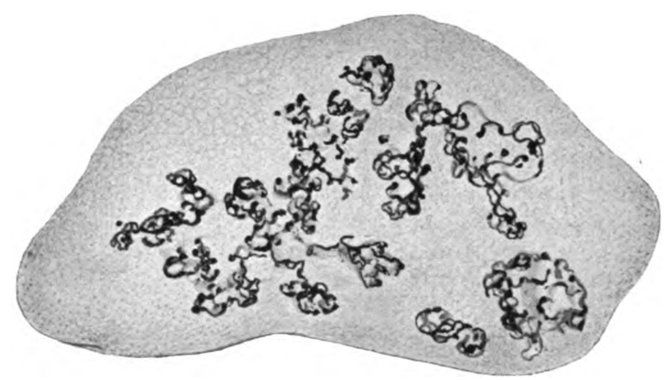


Fig. 4.

Große Spinalganglienzelle, Läppchen-Anordnung des Binnengerüstes, VI. Halsganglion, 22jähriger Mann. Kons. in Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 6 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1000 : 1.

Die peripherische Zone der Zelle bleibt in breiterer oder schmalerer Ausdehnung frei vom Gerüst. Bis an die Zelloberfläche habe ich niemals einen Gerüstbalken verfolgen können. Dagegen ist das Gerüst nicht scharf abgeschlossen gegen die peripherische Zone.

Die verschiedenen von Holmgren als Saftkanälchen bezeichneten Kanälchenarten sind hier und da, jedoch äußerst selten zu sehen. Fig. 2 zeigt Kanälchen des zweiten Typus von Bergens (1904), die scheinbar an der Zelloberfläche ausmünden. In derselben Zelle sind auch kurze, in den Verlauf der Gerüstbalken eingeschaltete Kanälchen (1. Typus von Bergens) vorhanden.

Die Pigmentanhäufung und der Ursprungskegel des Neuriten sind frei von Gerüstbalken (Fig. 1 und 2). In Fig. 1 kommen einzelne Balken dicht an den Körnchenhaufen; von Bergen aber hat sie auch zwischen den Pigmentkörnchen gefunden.

2. Das Binnengerüst in sympathischen Ganglienzellen (Fig. 5 und 6).

Mit dem Binnengerüst sympathischer Ganglienzellen haben sich nur vier Autoren beschäftigt. Veratti (1899), dessen Untersuchungen schon in Golgis erster Arbeit (1898) über das Binnengerüst erwähnt sind, hat mit der nach ihm benannten Modifikation der Golgischen Gerüstmethode die Zellen sympathischer Halsganglien von Hund und Katze untersucht. Soukhanoff (1902) benutzt dieselbe Methode an denselben Tieren. Holmgren (1899, 1900) verwendet die Kanälchenmethoden und seine Trophospongienmethode bei Meerschweinchen, Hund, Katze, Pferd, Huhn, Frosch. Von Bergen (1904) stellt dar das Binnengerüst mit der Osmiummethode von Kopsch bei verschie-



Fig. 5.



Fig. 6.

Sympathische Ganglienzellen, Binnengerüst, Ganglion coeliacum, 44jähriger Mann. Kons. in Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1000:1.

denen Säugetieren und Vögeln, die Kanälchen mit den gebräuchlichen Konservierungen und Färbungen, das Trophospongium mit Holmgrens Methode. Er hat auch menschliches Material (von einem 25jährigen hingerichteten Mann und einem Fötus von 6 Monaten) auf Kanälchen untersucht, bringt davon aber keine besondere Beschreibung und Abbildung.

Schon Veratti (1899) betont, daß es ihm nicht gelungen sei, irgendwelche konstanten Unterscheidungsmerkmale festzustellen zwischen dem Binnengerüst spinaler und sympathischer Zellen. Dasselbe geht aus Soukhanoffs (1902) Schilderung hervor. Nach beiden Autoren erstreckt sich das Gerüst nicht bis in die Protoplasmafortsätze hinein, während dies bei den Zellen des Zentralnervensystems vorkommt.

Technisches. Ich beschreibe die Befunde an dem Ganglion coeliacum des 44jährigen Mannes. Vier Stückchen von je etwa 120 cmm

Masse werden 3 1/6 Stunden nach dem Tode gelegt in 10 ccm der Konservierungsflüssigkeit (ohne Pyrogallussäure) und bleiben darin 50 Stunden. Sie werden dann 26 Stunden gewaschen in fließendem Wasser und bleiben 9 Tage bei 30—35° C in 3 ccm 1%iger Osmiumsäurelösung.

Befunde. Zunächst fällt auf die geringe Größe der sympathischen Zellen im Vergleich zu den Spinalganglienzellen, was auch Holmgren (1900, S. 26) beim Pferde aufgefallen ist. Selbst die größten von ihnen erreichen kaum die Maße der kleinen Spinalganglienzellen und die kleinsten sind etwa so groß, wie der Kern einer großen Spinalganglienzelle. Sie enthalten sehr viel Pigment.

Das Binnengerüst ist gefärbt in denjenigen Zellen, die in der Nähe der bindegewebigen Hülle der Ganglions liegen. Die weiter in der Tiefe liegenden Zellen zeigen es nicht, auch wenn sie in der Nähe der Oberfläche des konservierten Stückes liegen. Trotz der neuntägigen Einwirkung der Osmiumsäure ist das Gerüst in vielen Zellen grau, nur in wenigen ist es schwarz, und diese sind im ganzen etwas dunkel gefärbt.

Die Lage des Gerüstes und die Anordnung seiner Balken entspricht in allen wesentlichen Punkten dem Befund bei den Spinalganglienzellen. Von Unterschieden sei erwähnt, daß die Balken der sympathischen Zellen feiner und zahlreicher sind, daß die peripherische gerüstfreie Zone äußerst schmal ist und manche Gerüstbalken der Zelloberfläche recht nahe kommen. In die Zellausläufer (Dendriten und Neurit) reichen die Balken nicht herein.

3. Das Binnengerüst in den Epithelzellen des Plexus chorioideus ventriculi lat. (Fig. 7—9).

Die feinere Struktur der Epithelzellen der Plexus chorioidei ist in den letzten Jahrzehnten mehrfach beschrieben worden nicht nur bei Tieren, sondern auch beim Menschen (Literatur siehe Weed, 1924); nur ein Forscher, G. Biondi (1911), hat sich mit dem Binnengerüst dieser Zellen beschäftigt. Er untersuchte Hühnerembryonen und erwachsene Meerschweinchen mittels Golgis Gerüstmethode, schildert aber nur die Befunde am Meerschweinchen wie folgt:

Das Binnengerüst ist in verschiedenen Zellen verschieden stark ausgebildet. Manchmal besteht es nur aus einem geschlängelten Faden, häufiger aber aus einer Anzahl, die durch reiche Verbindungen ein Gerüst mit sehr engen Maschen bilden. Lage und Form sind gleichfalls sehr verschieden. Bisweilen liegt es nur in dem oberen Teil der Zelle, in anderen Zellen reicht es seitwärts am Kern her-

unter, so daß es im ganzen hufeisenförmig ist, wobei der Kern zum Teil durch einige Balken des Gerüstes verdeckt sein kann; häufig hüllt es den Kern ringsherum vollständig ein oder es liegt basalwärts von ihm, während einige Balken längs des Kerns verlaufen, so daß eine Art Kappe entsteht. Es liegt immer in der Nähe des Kerns; die peripherische Zellzone bleibt frei.

Technisches: Mein Material ist ein etwa 15 mm langes Stück vom Plexus chorioideus ventriculi lat. des 22jährigen Mannes, und zwar aus der Pars centralis des Ventrikels. Es wird zwei Stunden nach dem Tode von der lateralen Kante des Fornix, vom Thalamus und der Tela chorioidea durch Scherenschnitt getrennt und unzerteilt in etwa 10 ccm der

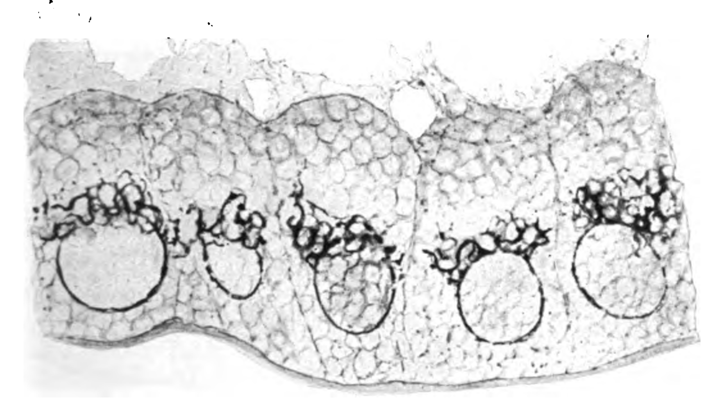


Fig. 7.

Epithelzellen des Plexus chorioideus ventriculi lat., längs. Binnengerüst, 22jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 6 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 2000:1.

Konservierungsflüssigkeit während 25 Stunden gelassen. Erst vor dem Wässern wird der Streifen in vier je etwa 30 cmm große Stücke zerlegt, die 25 Stunden in fließendem Wasser gewaschen und dann in 1%iger Osmiumsäurelösung bei 30—35° C 3, 4, 5 oder 6 Tage bleiben.

Das Binnengerüst ist nach 4 Tagen hellgrau, nach 5 und 6 Tagen schwarz. Nach 6 Tagen ist das gesamte Zytoplasma ziemlich dunkel, was bei dünneren (2 oder 3 μ) Schnitten vorteilhaft ist, bei dickeren (4 oder 5 μ) aber sehr stört, weil die Maschen des Gerüstes außerordentlich eng sind.

Befunde: Die Epithelzellen der Aderhäute sind außerordentlich empfindlich (Pettit und Girard 1902/03). Schon der Abfluß der Ventrikelflüssigkeit, wie er bei einer zum Versuch angelegten atlantooccipitalen Fistel stattfindet, bewirkt, daß die Zellen eine große Menge von Sekretkugeln absondern (Pellizzi 1911).

Das Abfließen der Ventrikelflüssigkeit, die infolge und nach der Enthauptung eingetreten ist, hat bei meinem Material augenscheinlich in derselben Weise gewirkt, denn zwischen den Zotten des Plexus befindet sich eine schaumige Masse, die an vielen Stellen mit der freien Oberfläche der Epithelzellen zusammenhängt (Fig. 7). Die kleineren und größeren Hohlräume dieses Schaumes sind kugelig, es sind die bekannten hyalinen Kugeln, deren Austritt aus der freien Zelloberfläche von verschiedenen Untersuchern beschrieben worden ist. Pettit und Girard (1902/03) bezweifeln allerdings, daß die Bildung dieser »globes hyalins« ein normaler physiologischer Vorgang ist.

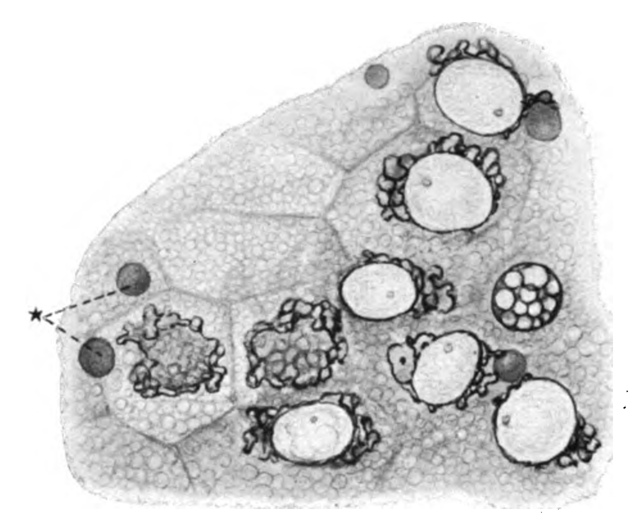


Fig. 8.
Epithelzellen des Plexus chorioideus ventriculi lat., quer, von der unteren Schnittfläche gesehen, Binnengerüst, 22 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 5 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 2000:1. * Lipoidkugeln.

Das Zytoplasma der Zellen zeigt von der Basis bis zur freien Oberfläche eine schaumige Architektur durch dicht aneinander gelagerte kugelige, helle, anscheinend leere Räume. In den trennenden Zytoplasmawänden liegen nicht besonders zahlreiche fuchsinophile Granula von verschiedener Größe, deren Zentrum meist hell erscheint, wodurch namentlich die größeren sehr deutlich das Bild der Ringgranula geben.

Viele Zellen enthalten die bekannten, durch die Osmiumsäure graubraun oder dunkelbraun gefärbten Lipoidkugeln, deren Inneres häufig schaumig erscheint durch größere oder kleinere kugelige, anscheinend leere Hohlräume.

Nach den vorliegenden morphologischen und experimentellen Untersuchungen scheint es sicher zu sein, daß die Epithelzellen der Aderhäute ein Sekret absondern; die Granula und die Vakuolen entsprechen den Bildungen von Drüsenzellen, deren absondernde Tätigkeit zweifellos ist. Die oben erwähnte schaumige, zwischen den Aderhautzotten befindliche Masse ist dann das von den Zellen gelieferte Sekret, die Vakuolen im Zytoplasma sind verflüssigte Sekretkörnchen, die Ringgranula sind Vorstufen der Lösung (vgl. Fischer 1899). Da nun in dem vorliegenden Material die Zahl der fuchsinophilen Granula viel geringer ist, als die Autoren bei ganz frisch konserviertem Material beschreiben, da ferner die Masse des schaumigen Sekretes zwischen den Zotten außerordentlich groß ist, so folgt, daß die Epithel-

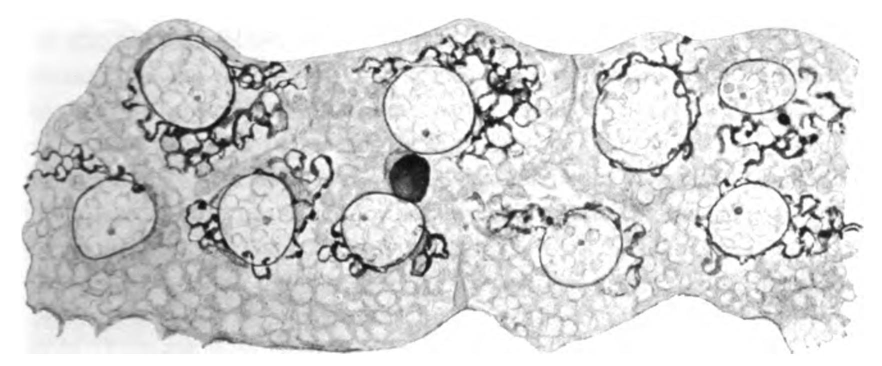


Fig. 9.

Epithelzellen des Plexus chorioideus ventriculi lat., quer, von der oberen Schnittfläche gesehen, Binnengerüst, 22 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 %ige Osmiumsäurelösung 5 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 2000 : 1.

zellen nach und wahrscheinlich infolge des Abfließens der Ventrikelflüssigkeit reichlich abgesondert haben, solange sie es vermochten. Es wird von Wert sein, falls sich Gelegenheit dazu bietet, möglichst kurze Zeit nach dem Tode Material der Aderhäute zu konservieren, denn das hier verwendete wurde erst zwei Stunden nach dem Tode eingelegt.

Flimmerhaare, die von verschiedener Seite beschrieben worden sind, habe ich nicht feststellen können. Da sie aber sehr zart sind, könnten sie durch das an der Zelloberfläche haftende Sekret verdeckt sein.

Das Binnengerüst besteht aus äußerst feinen Bälkchen; seine Maschen sind sehr eng. Es liegt an der Grenze des oberen und des mittleren Abschnittes der Zelle dicht am Kern, dessen oberer Pol

häufig von ihm bedeckt ist. Hier und da ragen einige Maschen des Gerüstes tiefer am Kern herunter. Am Längsschnitt der Zelle bildet das Gerüst einen schmalen Streifen; Querschnitte der Zellen geben ein deutlicheres Bild. Es reicht manchmal dicht an die Seitenwände der Zelle heran.

Diese Tatsachen stimmen überein mit einem Teil der Befunde von Biondi. Dagegen habe ich andere von ihm beschriebene Formen und Lagen des Gerüstes an sicheren Längsschnitten meines Materials nicht gesehen: weder im basalen Teil der Zelle, noch den ganzen Kern einhüllend, noch in Hufeisenform. Solche Bilder können vorgetäuscht werden durch Schrägschnitte der Zellen, die infolge des Verlaufes und der Gestalt der Adergeflechtzotten häufig genug vorkommen. Die Berücksichtigung der vorhergehenden und der folgenden Schnitte der Serie ermöglicht es, solche Bilder richtig zu beurteilen. Wenn wir nun diese Möglichkeit ausschließen, so könnte man daran denken, daß die Golgische Gerüstmethode, deren sich Biondi bediente, vollständigere Imprägnationen liefert als die Osmierung. Dies ist jedoch angesichts der vorzüglichen Leistungen der benutzten Modifikation (vgl. die Arbeiten von Kolatchev und Nassonow) kaum anzunehmen. Andererseits imprägniert die Golgi-Methode in höherem Maße als die anderen Gerüstmethoden außer der Gerüstsubstanz noch andere Bestandteile des Zytoplasmas. Bei den Zellen der Aderhäute ist dies besonders leicht möglich, denn die hier sehr feinen Balken des Gerüstes liegen in den dünnen Wänden des Wabenwerkes, woselbst imprägnierte Plastosomen genau das Bild erzeugen müssen, welches das Binnengerüst dieser Zellen bietet. Außerdem könnten die Unterschiede auch bedingt sein durch das Material (Meerschweinchen, Mensch). Augenblicklich bin ich nicht in der Lage, diese Frage zu entscheiden, das muß besonderen Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu denen ich anregen möchte.

4. Das Binnengerüst in den Epithelzellen der Tracheadrüsen und ihrer Ausführungsgänge (Fig. 10—17).

Die Tracheadrüsen sind nicht oft bearbeitet worden, obwohl sie in mancher Hinsicht ein sehr günstiges Material sind: Die Endkammern sind lang, ihre Lichtung weit, die Zahl der den Querschnitt auskleidenden Zellen groß. Man findet deswegen leicht gute Querschnitte. Die Konservierungsflüssigkeiten dringen schnell in die Tiefe wegen des reichlichen Bindegewebes innerhalb der Läppchen.

Aus den letzten Jahrzehnten sind mir nur bekannt die Arbeit von Fuchs-Wolfring (1898) und die in der Arbeit von Bergens (1904) enthaltenen Angaben. Fuchs-Wolfring untersucht außer Tieren die Tracheadrüsen eines etwa 20jährigen Hingerichteten, die 1—2 Stunden nach dem Tode konserviert wurden. Sie unterscheidet Schleimendkammern mit Halbmonden und seröse Endkammern; sie schildert das Epithel der Ausführungsgänge. Von Bergen beschreibt das Binnengerüst in den Tracheadrüsenzellen der Katze, die nach der Methode von Kopsch 8—11 Tage behandelt sind. Die Mehrzahl der Zellen zeigt das Binnengerüst oder Andeutungen von ihm; doch hat nur eine geringere Anzahl ein gut ausgebildetes Gerüst. Es besteht aus feinen Fäden von ziemlich geradem Verlauf, die nur wenig miteinander in Verbindung stehen. Oft zeigen sich Unterbrechungen, so daß es aussieht, als ob sie aus kurzen Fadenstücken zusammengesetzt wären. In Zellen, die reichlich Sekretkörnchen enthalten, besteht das Gerüst aus dünneren und feineren Fäden und ist nach den Rändern der Zelle verschoben. Zahlreiche Zellen enthalten netzähnlich angeordnete helle Kanälchen, in denen auf längere oder kürzere Strecken schwarzgefärbte Fadenstücke angetroffen werden. Beim Menschen findet von Bergen in Material, das in Pikrinsublimat konserviert war, an der Stelle, wo das Binnengerüst liegt, kurze, oft recht deutliche und manchmal verästelte feine Röhrchen. Sie erinnern an die bei Speicheldrüsen beschriebenen intrazellulären Sekretkapillaren. Von Bergen hält es für ziemlich wahrscheinlich, daß sie in enger Beziehung stehen zu dem Binnengerüst.

Technisches: Meine Untersuchung stützt sich auf Material des Paries membranaceus tracheae von dem 22jährigen und von dem 44jährigen Mann. Von beiden wurden eine Stunde nach dem Tode je vier Stückchen von je 3—4 mm Seitenlänge, also etwa 50 cmm Masse, in je 10 cmm Konservierungsflüssigkeit gelegt. Die Stückchen des 22jährigen bleiben 24 Stunden in ihr, werden dann 28 Stunden in fließendem Wasser gewaschen und 3, 4, 5 oder 6 Tage bei 30—35° C in 1%iger Osmiumsäurelösung gelassen. Schon nach 3 Tagen ist das Binnengerüst in einigen Flimmerepithelzellen zu erkennen, am vollständigsten und dunkelsten ist es nach 5 und 6 Tagen, doch sind dann in den Drüsenzellen auch Plastosomen und andere Bestandteile des intergranulären Zytoplasmas mehr oder weniger grau gefärbt.

Die Stückchen des 44jährigen bleiben 53 Stunden in der Konservierungsflüssigkeit, werden 26 Stunden in fließendem Wasser gewaschen und bleiben 9 Tage bei 30—35° C in 1%iger Osmiumsäurelösung.

Befunde: Die vollständig mit Schleimkörnchen erfüllten Zellen (Fig. 10) zeigen die bekannte schaumige Architektur des

Zytoplasmas. Sie erfüllt die ganze Zelle von der Basis bis zur freien Oberfläche. Der Zellkern ist platt, an die Zellbasis gedrückt. Das Binnengerüst besteht aus feinen Balken, die im intergranulären Zytoplasma verlaufen. Es liegt in einer Querzone des basalen Zellabschnittes. Einzelne Balken reichen dicht heran an die Seitenflächen der Zelle. Dadurch scheint es auf Querschnitten der Endkammer, als

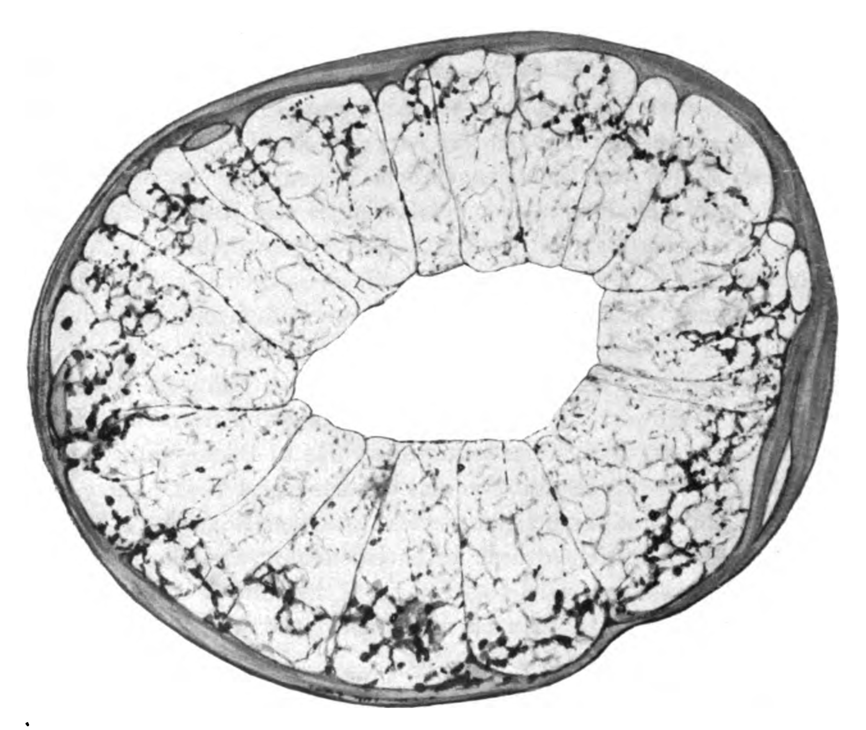


Fig. 10.

Tracheadrüse (Paries membranaceus tracheae), Querschnitt einer Schleim-Endkammer mit geladenen Zellen, Binnengerüst, 22 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 6 Tage. Schnittdicke 3 μ. Vergr. 1500 : 1.

wenn die Gerüstwerke aller Zellen einen Kranz bilden. Schlingen mit spitzwinkeligem Scheitel und einzelne Balken des Gerüstes streben basalwärts und aufwärts. Durch beide Erscheinungen besitzt das Gesamtbild aller Gerüste der einen Endkammerquerschnitt auskleidenden Zellen etwas Charakteristisches, was allen ähnlich gebauten Drüsen eignet (Ösophagus-, Brunnersche, Cowpersche Drüse) und z. B. vgl. Kolmer (1916) in den Fig. 7 und 8 bei den Tubendrüsen des Frosches in derselben Weise hervortritt.

In **Zellen, die einen Teil der fertigen Schleimkörnchen ausgestoßen** haben und deren basaler Teil frei von ihnen ist (Fig. 11), liegt das Binnengerüst nicht mehr ausschließlich im basalen Zellteil, sondern auch im mittleren Zellabschnitt, immer aber nahe dem Kern. Einzelne Balken des Gerüstes erstrecken sich auch in den basalen Teil der Zelle und liegen seitlich vom Kern, der zwar noch abgeplattet ellipsoidisch, aber größer als auf der vorher betrachteten Stufe, und weiter von der Zellbasis weggerückt ist. Die Balken des Gerüstes sind dicker und kräftiger. Dies ist jedoch wohl kaum der

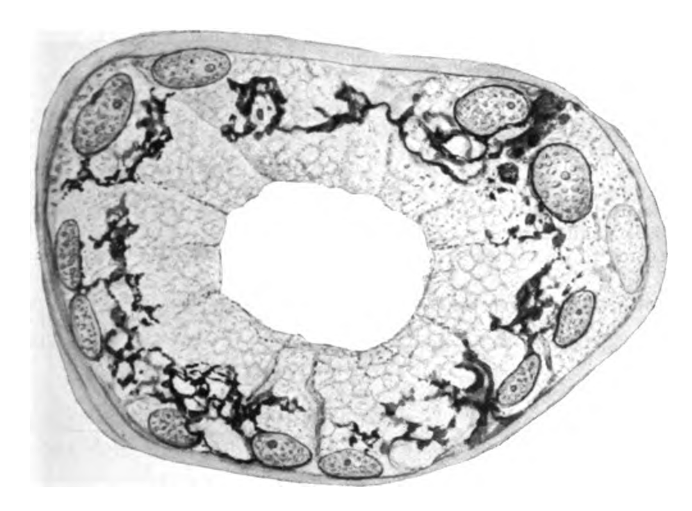


Fig. 11.

Tracheadrüse (Paries membranaceus tracheae), Querschnitt einer Schleim-Endkammer mit etwa halb entleerten Zellen, Binnengerüst, 22jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 %ige Osmiumsäurelösung 5 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500 : 1.

Ausdruck einer Vermehrung der Gesamtmasse des Gerüstes, sondern wahrscheinlich nur einer Zusammendrängung, denn die ganz mit Schleimkörnchen erfüllten Zellen (Fig. 10) sind in allen Richtungen größer als die teilweise entleerten (Fig. 11).

Die **völlig sekretleeren Zellen** (Fig. 12) sind viel kleiner, ihre kugeligen Kerne sind eine Strecke entfernt von der Zellbasis. Das Binnengerüst hat in bezug auf den Kern dieselbe Lage wie früher. Es befindet sich im mittleren Zellabschnitt oberhalb des Kernes, erstreckt sich aber auch mit einzelnen Teilen seitwärts von ihm basalwärts. Es besteht aus dicken, unregelmäßig gestalteten Stücken, die in manchen Zellen isoliert oder nur wenig miteinander verbunden sind; in anderen Zellen bilden sie ein zusammenhängendes Gerüst-

werk wie in Fig. 13, deren Zellen aber schon wieder größer geworden sind und junge Sekretkörnchen gebildet haben. In solchen Zellen

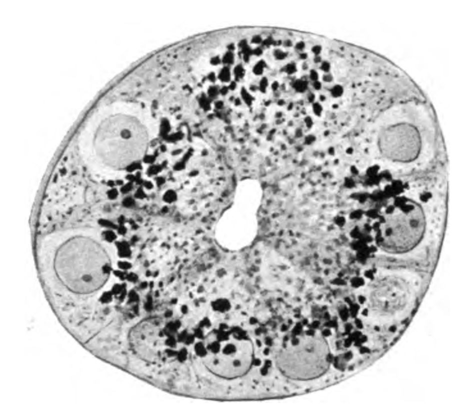


Fig. 12.
Tracheadrüse (Paries membranaceus tracheae), Querschnitt einer Schleim-Endkammer mit völlig entleerten Zellen, Binnengerüst, 22jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 5 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

ist der obere Zellabschnitt erfüllt mit zahlreichen durch die lange Osmierung grau gefärbten Körnchen.



Fig. 13.
Tracheadrüse (Paries membranaceus tracheae), Querschnitt einer Schleim-Endkammer mit Zellen im Beginn der Schleimbildung, Binnengerüst, 22jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 5 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

Die Zellen mit größeren und zahlreicheren Sekretkörnchen (Fig. 14) sind bedeutend höher geworden, der kugelige

oder leicht ellipsoidische Kern befindet sich im basalen Zellabschnitt. Das Binnengerüst liegt oberhalb des Kernes, seine Balken sind dünner,



Fig. 14.
Tracheadrüse (Paries membranaceus tracheae), Querschnitt und Flachschnitt (rechts) einer Schleim-Endkammer in mittlerer Stufe der Schleimfüllung, Binnengerüst, 22jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 5 Tage, Schnittdicke 3 μ. Vergr. 1500 : 1.

bestehen oft aus einzelnen Stücken und liegen wesentlich in der Längsrichtung der Zelle. Zwischen ihnen befinden sich auch Schleimgranula.

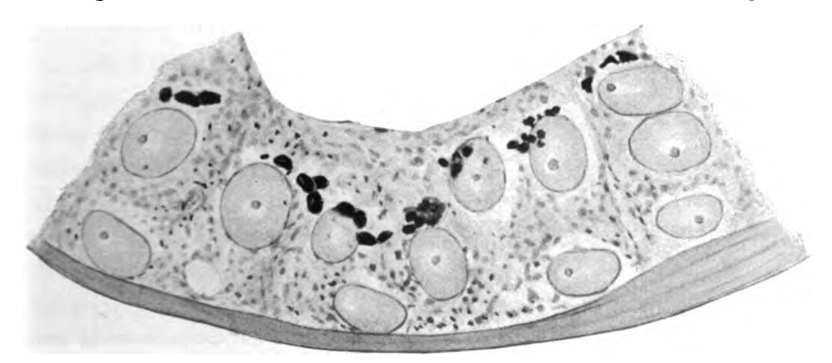


Fig. 15.
Tracheadrüse (Paries membranaceus tracheae), Stück der Wand eines kleinen Ausführungsganges, Binnengerüst, 22 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 6 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500 : 1.

Etwas reicher sind diese im oberen Zellabschnitt, doch ist das intergranuläre Zytoplasma noch sehr reichlich und durch zahlreiche kleine grauschwarz gefärbte Körnchen dunkel gefärbt.

Die kleinsten Ausführungsgänge sind ausgekleidet von einem einschichtigen Zylinderepithel mit einzeln oder gruppenweise zusammenliegenden Schleimzellen und hier und da in der Tiefe liegenden Ersatzzellen. Das Binnengerüst der Schleimzellen entspricht im wesentlichen der vorher gegebenen Beschreibung, das der Zylinderzellen besteht aus wenigen isolierten Stücken oder Schollen, die dicht am oberen Pol des ellipsoidischen Zellkerns liegen (Fig. 15). Einmal fand ich einen langen engen Ausführungsgang, der von abgeplatteten Epithelzellen ausgekleidet war; auch in diesen besteht das Gerüst aus einigen isolierten Schollen von unregelmäßiger Gestalt, die neben dem Kern liegen.



Fig. 16.
Tracheadrüse (Paries membranaceus tracheae), Schleimzellen aus der Wand des Hauptausführungsganges etwa 1 mm von der Ausmündung, Binnengerüst, 44 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 %ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500 : 1.

Die großen Ausführungsgänge sind in der Nähe des Drüsenläppchens, zu dem sie gehören, mit Schleimzellen ausgekleidet, deren Binnengerüst im großen und ganzen in Aussehen und Lage dem bei den gefüllten Zellen der Endkammern beschriebenen Zustand ent-



Fig. 17.
Tracheadrüse (Paries membranaceus tracheae), Cylinder- und Becherzellen aus der Wand des Hauptausführungsganges etwa 1 mm von der Ausmündung, Binnengerüst, 44 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500 : 1.

spricht. Hier und da finden sich einige Schleimzellen mit außergewöhnlich kräftigem Gerüst (Fig. 16). Näher der Mündung besteht das Epithel aus schmalen hohen Zylinderzellen, spärlichen Becherzellen und Ersatzzellen zwischen ihren Fußstücken. Das Binnengerüst dieser hohen Zylinderzellen (Fig. 17) besteht aus einer Gruppe unregelmäßig gestalteter Stücke oder kurzer Fäden, die dem oberen Kernpol anliegen. Das Binnengerüst der Becherzellen, von denen Fig. 17 zwei sekretgefüllte zeigt, entspricht den bekannten Verhältnissen, wie sie von verschiedenen Untersuchern (Kolster 1913, Cajal 1915, Nassonow 1923, Bowen 1924), geschildert und abgebildet sind.

5. Das Binnengerüst in den Zellen des Flimmerepithels.

(Fig. 18—20.)

Über das Binnengerüst der Flimmerzellen der Trachea finde ich nur einige kurze Angaben bei v. Bergen und bei Kolster, über das Binnengerüst der tiefer gelegenen Zellen scheint bisher nichts veröffentlicht zu sein.

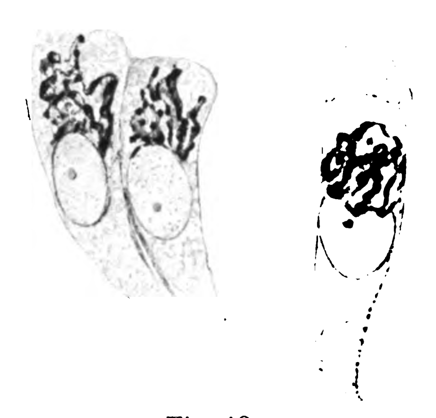


Fig. 18.

Epithelzellen aus der Wand der trichterförmigen Mündung des Hauptausführungsganges einer Tracheadrüse, die rechte mit Flimmerhaaren. Binnengerüst, 22jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 6 Tage, Schnittdicke 3 μ. Vergr. 1500:1.

Von Bergen (1904) erhielt beim Igel mit der »modifizierten Chromsilbermethode« nicht besonders prägnante Bilder. Die Flimmerzellen zeigen zwischen Kern und Oberfläche einen »Netzapparat von einfachem Typus«. Es ist eine dichte knäuelförmige Bildung, die im allgemeinen eine grobfädige Struktur zeigt. Bei Material (vom Igel und auch vom Menschen), das mit den üblichen Methoden konserviert und gefärbt ist, liegen an der Stelle, die das Binnengerüst einnimmt, kurze unregelmäßig verlaufende Streifen, die »nicht unwahrscheinlich Negative von den mittels der Golgischen Methode erhaltenen Netzapparaten« darstellen. In den Flimmerepithelzellen der Katze erhielt v. Bergen mit der Osmiummethode von Kopsch reihenweise angeordnete Körnchen ober-

halb des Zellkerns. Ob diese Beziehungen zum Binnengerüst haben, vielleicht Vorstufen von ihm sind, wagt er nicht zu behaupten. Ich

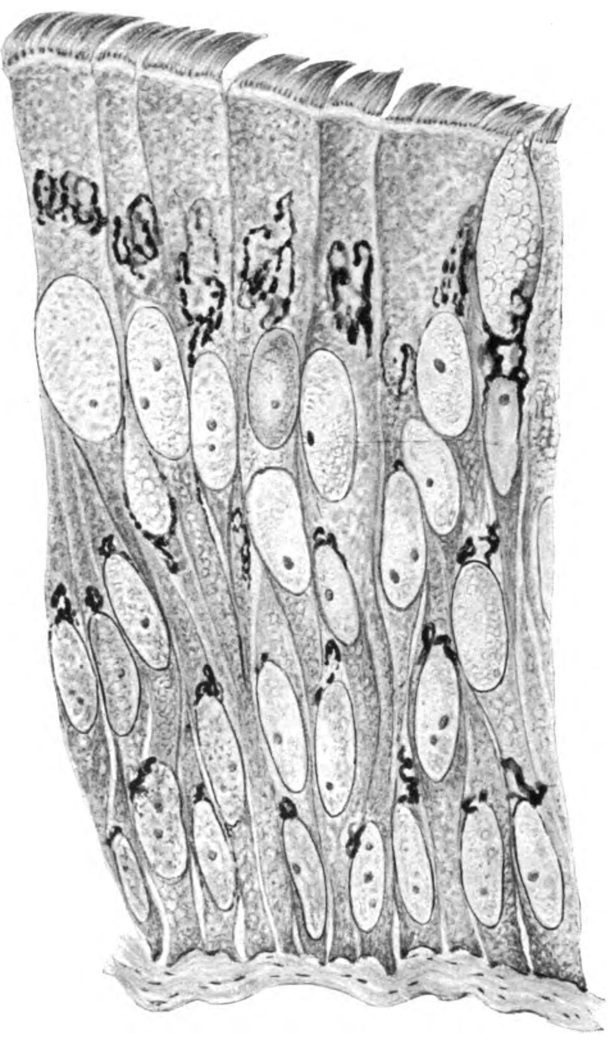


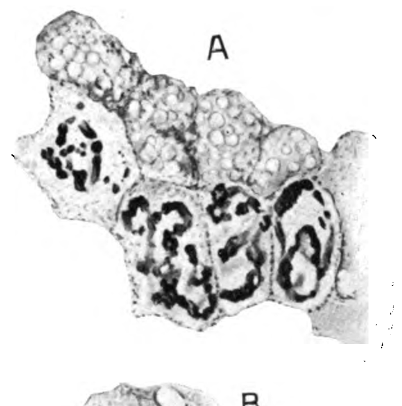
Fig. 19.

Flimmerepithel vom Paries membranaceus tracheae, Binnengerüst, 44 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 2 μ. Vergr. 1500:1. Rechts eine Becherzelle.

habe die Präparate, welche v. Bergen mir vor zwanzig Jahren freundlichst zukommen ließ, wieder durchgesehen und kann mich seiner Meinung nur anschließen.

Kolster (1913) sagt nur kurz, daß in den Flimmerzellen der Trachea »im großen und ganzen ähnliche Verhältnisse zur Beobachtung kommen«, wie bei dem Oberflächenepithel des Magens.

Die Bilder, welche ich von den Flimmerepithelzellen der Trachea bekommen habe, entsprechen im wesentlichen der Beschreibung v. Bergens (Fig. 18, 19 und 20). Dicht oberhalb des Kernes befindet sich das im Vergleich zur Zellgröße meist recht kräftige Binnengerüst, dessen Balken wesentlich in der Längsrichtung der Zelle verlaufen (Fig. 18, 19). Querschnitte der Zellen (Fig. 20) zeigen deutlicher die Querverbindungen der Längsbalken. Die in den tieferen Schichten des Epithels liegenden Ersatzzellen haben ein sehr schwaches Gerüst. Es besteht aus einigen kurzen, meist oberhalb des Kernes oder teilweise auch seitlich von dessen oberen Pol befindlichen kurzen Stücken (Fig. 19). Das Binnengerüst der Becherzellen zeigt die aus den Arbeiten von Cajal (1915), Nassonow (1923), Bowen (1924) bekannten Zustände.



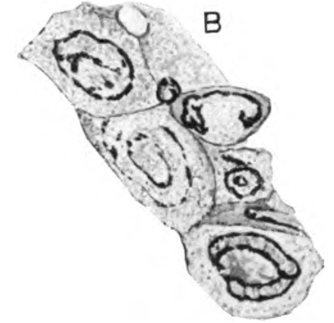


Fig. 20.
Flimmerzellen, Querschnitte in der Höhe des Binnengerüstes, A aus Wand des großen Ausführungsganges des 22 jährigen Mannes, 3 μ. B vom Oberflächenepithel der Trachea des 44 jährigen Mannes, 2 μ. Vergr. 1500:1.

6. Das Binnengerüst in den Zellen des Magenepithels und der Fundusdrüsen.

A. Das Binnengerüst im Oberflächenepithel und im Epithel der Vorräume (Fig. 21—23).

Das Trophospongium der Epithelzellen der Magenoberfläche und der Vorräume hat Holmgren (1904) mit seiner Methode bei Katze, Maus und Ratte dargestellt. Golgi (1909) benutzte seine Arsensilbermethode bei verschiedenen Tieren, d'Agata (1910) dieselbe Methode bei Triton, Kolster (1913) beim Kaninchen die Arsensilber- und die

Uransilbermethode. Corti (1924) hat beim Frosch die Kanälchen, bei der Ratte das Binnengerüst mit der von ihm modifizierten Arsensilbermethode dargestellt.

Holmgren gibt eine Abbildung vom Vorraumepithel der Maus und sagt nur kurz, daß das Trophospongium mit dem der Darmepithelzellen übereinstimme. Es sind einige Fäden oberhalb des Kernes.

Golgi hat Säugetiere, Vögel, Reptilien und Frosch untersucht, beschreibt aber nur die Befunde bei letzterem. Das Binnengerüst zeigt nach Form, Lage und Beziehungen Unterschiede entsprechend der stärkeren oder schwächeren Füllung der Zellen mit Schleim.

Bei den wenig gefüllten Epithelzellen der Magenoberfläche umhüllt es den Kern vollständig. Es bildet um ihn eine Art Kelch, dessen geschlossener Teil unterhalb, dessen offener oberhalb des Kernes liegt. Die Anordnung erinnert sehr an die in den Deckzellen der Epidermis von Ammocoetes vorhandene (Kopsch 1925).

An der Übergangsstelle in die Magengrübchen, wo die Zellen mehr Schleim enthalten, rückt das Binnengerüst allmählich immer mehr in den oberen Zellteil; in den Zellen des unteren Abschnittes der Magengrübchen, die viel Schleim enthalten, liegt es dem oberen Kernpol an als rundliches, oben und unten etwas konkaves Gebilde.

Nach d'Agata liegt bei Triton in normalen Zellen das Binnengerüst über dem Kern, umgibt aber auch dessen obere Hälfte. Bei Tieren aber, deren Schleimhaut mechanischen Eingriffen ausgesetzt worden war, wird es verlagert, liegt unter dem Kern und umgibt dessen untere Hälfte; manchmal aber findet man es auch im »plan équatorial« der Zelle.

Kolster (1913) findet das Binnengerüst überall zwischen dem Oberende der Zelle und dem Kern. Je nach der Ausbildung des »Oberendes« sind Form und Lage verschieden. Bei geringer Ausdehnung desselben ist das Gerüstwerk von ellipsoidischer oder kugeliger Form und liegt in einiger Entfernung vom Kern. Ist das Oberende mehr entwickelt, so liegt das Binnengerüst tiefer und ändert seine Form; von der Seite gesehen ist es bandförmig und umgibt das obere Drittel des Kernes wie eine Kappe. Bei starker Ausbildung des Oberendes wird auch die obere Fläche des Gerüstwerkes ausgehöhlt, so daß es ein bikonkaves Gebilde wird.

Die 1923 erschienene Mitteilung von Ramond und Hirschberg, die auch Magendrüsen, Brunnersche Drüsen und Darmepithel behandelt, ist in jeder Beziehung ein Rückschritt.

Die Befunde CORTIS bei der Ratte entsprechen in Rücksicht auf die Lage des Binnengerüstes im wesentlichen der Beschreibung von GOLGI. In den Zellen der Magenoberfläche liegt es unterhalb und seitlich vom Kern; in den Vorraumepithelzellen aus der Nähe der Mündung, liegt es seitlich von ihm; in Zellen weiter nach der Tiefe des Vorraumes, liegt es oberhalb des Kernes.

Technisches: Mein Material stammt von dem 44jährigen Mann. $2^1/_3$ Stunden nach dem Tode werden vier kleine Stückchen der Magenschleimhaut von je 3—4 mm Seitenlänge (= je 50 cmm Maße) in 10 ccm der Konservierungsflüssigkeit gelegt, bleiben in ihr 52 Stunden, werden 26 Stunden in fließendem Wasser gewaschen und dann 9 Tage in 3 ccm 1%iger Osmiumsäurelösung bei 30—35° C gehalten.

Befunde: Das zwischen den Mündungen der Vorräume befindliche Epithel der Magenoberfläche (Fig. 21) besteht aus Zellen, deren oberer Abschnitt[1] von Schleimkörnchen erfüllt ist, während der untere, langgestreckt und schmal, sich allmählich verjüngt gegen die Lamina propria hin. Oberhalb des langellipsoidischen Kernes liegt das Binnengerüst. Es besteht aus einer größeren Menge unregelmäßig gestalteter eckiger Schollen und kurzer Bälkchen, die meist nicht miteinander verbunden sind, sondern einzeln neben- und übereinander liegen. In das von ihnen ein-

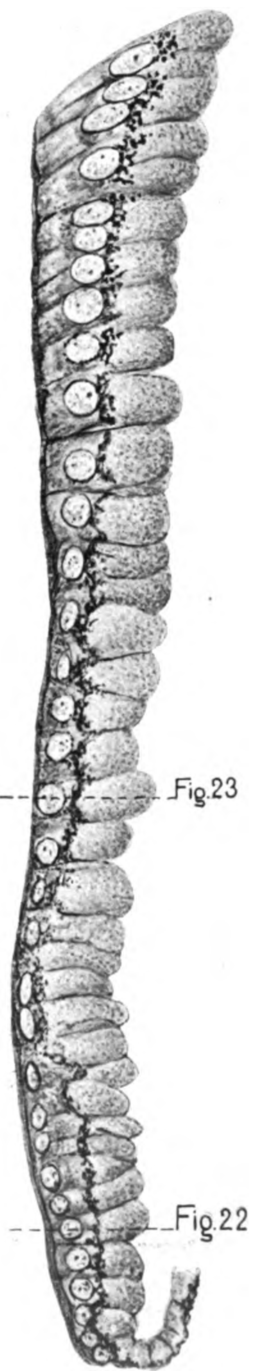


Fig. 21.

Fig. 21. Epithelzellen des Vorraums der Fundusdrüsen, Binnengerüst, 44 jähriger Mann. Kons. Chrom - Osmium - Bichromat, geschwärzt durch 1% ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 750:1.

[1] An Stelle dieser durch OPPEL eingeführten Bezeichnung braucht CORTI (1924) »segmento distale«. Auch andere Autoren sprechen vom distalen und proximalen Teil der Zelle, vom proximalen und distalen Nierenpol. Das ist nicht zulässig. Die Bezeichnungen proximal und distal sind nur bei den Extremitäten anzuwenden.

genommene Gebiet ragt von der einen Seite der obere Kernpol hinein, von der anderen Seite das untere Ende der Schleimmasse; es ist also in seiner Gesamtheit bikonkav.

Dieses Bild ändert sich allmählich, wenn wir von der Mündung des Vorraumes herabsteigen zu dem Drüsenhals, indem die relativen Größenverhältnisse zwischen dem basalen und dem schleimerfüllten Zellabschnitt sowie die absolute Größe der Zellen und ihrer Schleimfüllung sich ändert.



Fig. 22.
Epithelzellen des unteren Abschnittes des Vorraums, Binnengerüst, 44jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

Schon in der Nähe der Vorraummündung wird von Zelle zu Zelle das untere Zellstück kürzer und dicker, der Zellkern mehr und mehr kugelig. Das Binnengerüst besteht nicht aus einzelnen Stücken, sondern zeigt das bekannte Bild des Gerüstwerkes. Es ist auch in diesen Zellen von bikonkaver Gesamtform unten vom oberen Kernpol, oben vom unteren Ende der Schleimmasse eingedellt (Fig. 23).

Verfolgt man die Zellen weiter nach der Tiefe des Vorraumes hin, so wird ihr basaler Abschnitt von Zelle zu Zelle breiter und kürzer, der Kern plattet sich immer mehr ab und liegt schließlich plattgedrückt dicht an der Zellbasis. Der die Schleimkörnchen enthaltende Abschnitt ist absolut kaum größer geworden. Das Binnen-

gerüst liegt wie vorher als bikonkaves Gebilde zwischen Kern und Schleiminhalt. Seine Balken sind aber mehr zusammengedrängt.

Nach dem Grunde des Vorraumes (Fig. 22) hin werden die Zellen im ganzen kürzer; der basale Zellabschnitt aber wird allmählich absolut und relativ größer, die Schleimmasse aber kleiner und fehlt schließlich ganz in den Zellen, die nahe dem Drüsenhals liegen. Der Zellkern wird allmählich wieder rundlich und liegt schließlich

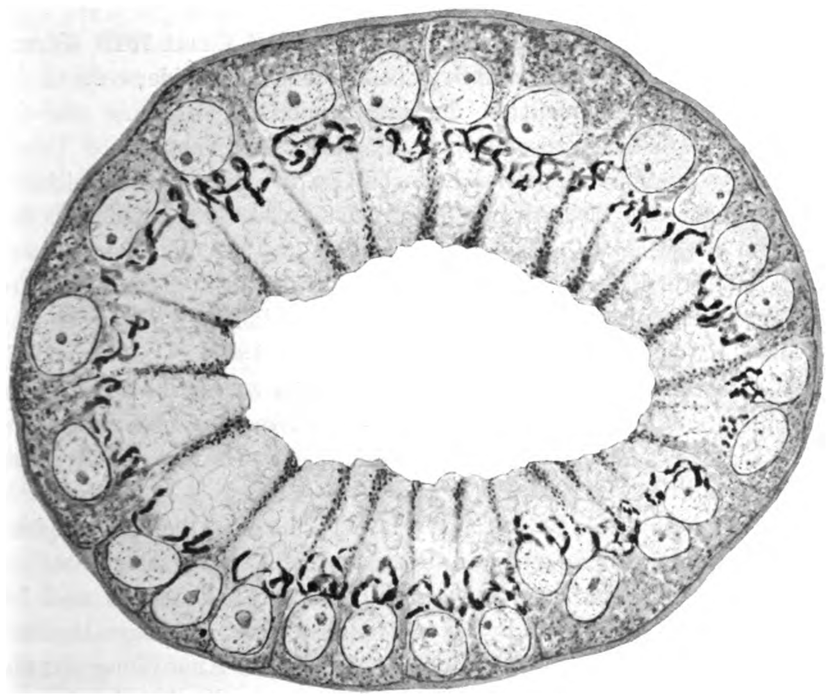


Fig. 23.
Epithelzellen des oberen Abschnittes des Vorraums, Binnengerüst, 44jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

eine kurze Strecke entfernt von der Zellbasis. Das Binnengerüst hat zunächst noch bikonkave Form, seine Balken sind dicht zusammengedrängt; je weniger Schleim aber in den Zellen ist, desto mehr hat das Gerüstwerk Raum sich zu entfalten. Sein Gefüge ist dann lockerer und nur von der Kernseite her eingebuchtet. In den schleimfreien Zellen reicht es nahe an die obere Fläche der Zelle.

Diese beim Menschen gefundenen Verhältnisse der Lage und der Beziehungen des Binnengerüstes stimmen recht gut überein mit Kolsters Beschreibung vom Kaninchen, weniger zu der von d'Agata

bei Triton und am wenigsten zu den von Golgi für den Frosch und Corti für die Ratte gegebenen. Bei Mensch, Kaninchen und normalen Zellen von Triton liegt das Binnengerüst stets zwischen Kern und Sekretmasse. Beim Frosch dagegen liegt es so nur in den Zellen des Vorraumepithels; beim Oberflächenepithel des Magens aber umhüllt es den ganzen Kern, und am Eingang der Magengrübchen gibt es Übergangsformen. Diese Unterschiede sind vielleicht bedingt durch das Material — denn es gibt Epithelzellen, deren Kern rings umschlossen ist vom Binnengerüst (Deineka 1912, Cajal 1915, Kopsch 1925) — vielleicht aber auch wie beim Plexus chorioideus durch die Methode. Ich bin nicht in der Lage, mich für die eine oder die andere Möglichkeit zu entscheiden; dafür sind besondere Untersuchungen nötig. Die seiner Zeit von Golgi als möglich bezeichnete Ursache für die Verlagerung des Binnengerüstes ist aber nach den jetzigen Kenntnissen auszuschließen. Golgi (1909, S. 28) meint, es wäre möglich, daß der Schleim »derivante dal protoplasma cellulare profondamente situato« das Binnengerüst allmählich »verso la peripheria« dränge. Wir wissen aber jetzt (Heidenhain 1907, Nassonow 1923, 1924, Bowen 1924), daß die Schleimkörnchen zuerst im oberen Zellabschnitt entstehen; sie könnten also nur entgegengesetzt wirken, indem sie das Binnengerüst basalwärts drängen, wie es ja auch in der Tat der Fall ist.

Eine besondere Erörterung erfordert die im Oberflächenepithel gefundene Zusammensetzung des Binnengerüstes aus einzelnen Stücken, die kein zusammenhängendes Gerüst bilden. Ähnliches ist auch bei sekretleeren Zellen der Tracheadrüsen oben (Fig. 12) abgebildet und beschrieben worden. Es fragt sich nun, ist diese Anordnung der Gerüstsubstanz eine besondere Erscheinungsform, die bei bestimmten Zellen oder bestimmten Funktionszuständen der Zellen vorkommt, oder ist es ein durch die Behandlung entstandenes (Kunst-)Produkt? Auch hierbei ist es zur Zeit unmöglich, eine begründete Entscheidung zu treffen; die Erörterung der Möglichkeiten muß einstweilen genügen, weitere Untersuchungen sind nötig zur endgültigen Entscheidung[1].

Zunächst ist es wohl sicher, daß die Konservierungsflüssigkeit schnell eingedrungen ist, da die Zellen ganz oberflächlich liegen, und

[1] Anmerkung bei der Korrektur. Die mir am 17. Oktober dieses Jahres zugegangene Arbeit von Lydia Karpova (Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., Bd. 2, 1925) zeigt, daß die Nebenkernstäbchen Platners der Samenzellen von Helix pomatia durch die Einwirkung von Konservierungsflüssigkeiten sich zu einem Gerüstwerk verbinden können.

den in der überlebenden Zelle vorhandenen Zustand richtig fixiert hat, denn die, wie bekannt, schwer zu konservierenden Schleimgranula sind recht gut erhalten. Freilich braucht deshalb die Anordnung der Gerüstsubstanz nicht auch gleich gut erhalten zu sein.

Zweitens ist es (PLATNER 1885) bekannt, daß in Samenzellen von Mollusken am frischen und auch am konservierten Präparat das Binnengerüst nicht als zusammenhängendes Gerüstwerk, sondern in Form einzelner Stäbe erscheint, nach Anwendung der Gerüstmethoden aber als Gerüstwerk.

Drittens findet man sehr häufig die Balken des Gerüstes aus einzelnen Stücken zusammengesetzt (v. BERGEN 1904, KOPSCH 1925 u. a.). Es ist also nicht unmöglich, daß das im Oberflächenepithel gefundene Aussehen des Binnengerüstes mehr dem Zustand in der lebenden Zelle entspricht als die gerüstige Anordnung. Auch diese Frage kann nur durch besondere Untersuchungen entschieden werden.

B. Das Binnengerüst der Hauptzellen und (?) der Belegzellen. (Fig. 24, 25.)

Über das Binnengerüst in den Zellen der Fundusdrüsen haben gearbeitet v. BERGEN (1904) bei der Katze mit der Osmiummethode, GOLGI (1909) mit seiner Methode bei verschiedenen Tieren, KOLSTER (1913) mit der Arsensilber- und der Uransilber-Methode beim Kaninchen.

In den Hauptzellen beschreibt v. BERGEN das Binnengerüst als einen unmittelbar oberhalb des Kerns gelegenen, in wenige Schlingen gelegten und mit einer geringen Anzahl Verzweigungen versehenen Faden. GOLGI beschränkt sich darauf zu sagen, er habe das Gerüst meistens in dem Teil der Zelle gesehen, welcher näher der Drüsenlichtung liegt, und KOLSTER beschreibt es als einen kleinen schwarzen Körper, der ein aus feinen netzförmig verbundenen Fäden zusammengesetztes geschlossenes System zwischen Kern und Zelloberfläche bildet.

Meine Präparate von den Fundusdrüsen des Menschen zeigen in den Hauptzellen ein aus kräftigen Fäden bestehendes Gerüst oberhalb des Kerns (Fig. 24). Es hat den Typus des geschlossenen Gerüstes und verhältnismäßig weite Maschen; in Gesamtform und Lage ist es ähnlich dem Gerüstwerk anderer seröser Drüsenzellen wie Pankreas (NASSONOW 1923), Tränendrüse (KOPSCH 1925). Je nach Füllung des oberen Zellabschnittes mit Sekretkörnchen liegt das Gerüst ganz oder teilweise zwischen diesen.

v. Bergens Imprägnation ist nicht ganz vollständig gewesen. Im wesentlichen aber trifft seine Schilderung zu. Dagegen muß ich leider darauf verzichten, meine Befunde mit denen von Golgi und Kolster zu vergleichen, da deren nicht von Abbildungen begleitete Beschreibungen nicht genügen, um ein richtiges Urteil zu gewinnen. Der kleine schwarze Körper, von dem Kolster spricht, scheint wohl nicht das Binnengerüst gewesen zu sein.

Die Belegzellen entbehren nach Golgi des Binnengerüstes. Kolster aber beschreibt ein grobes, den Kern umgebendes, bald engmaschiges, bald weitmaschiges Gerüst aus tiefschwarzen, ungleich

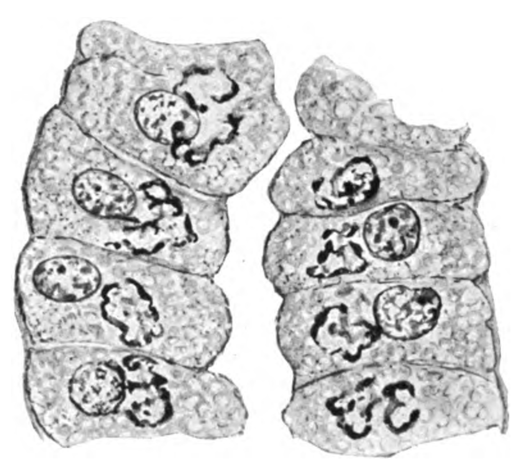


Fig. 24.
Hauptzellen aus der Mitte der Fundusdrüsen, Binnengerüst, 44jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

dicken Fäden bestehend, in denjenigen Belegzellen, die im Anfangsteil der Drüsen liegen. Es stimmt aber nicht überein mit dem Korbe der Sekretröhren, tritt niemals an die Peripherie der Zelle und berührt nur ausnahmsweise den Kern. In den Belegzellen der tieferen Drüsenabschnitte ist ein solches grobes Netz nicht vorhanden, sondern ein aus feinen Fäden und recht kleinen Maschen bestehendes Gerüst, das »weit zierlicher und regelmäßiger als das der im Anfang der Drüsen liegenden Zellen ist... Die hiermit versehenen Zellen erinnern ein wenig an die mit einem Netz überzogenen Bälle, welche ein beliebtes Kinderspielzeug bilden«.

In meinem Material sind Belegzellen mit einem Gerüst sehr selten. Meist sind es nur die peripherischen Drüsen des konservierten Stückes, welche es zeigen (Fig. 25). Es ist ein grobmaschiges, rings

um den Kern herum angeordnetes Gerüst, dessen Balken nur grauschwarz gefärbt sind. Die Substanz dieser Balken bietet ein ganz anderes Bild als in allen anderen Zellen, deren Binnengerüst ich gesehen habe. Sie besteht aus äußerst feinen schwarzen Körnchen. An einer Zelle ragen zwei Fadenenden etwas in die Drüsenlichtung hinein (Fig. 25 B).

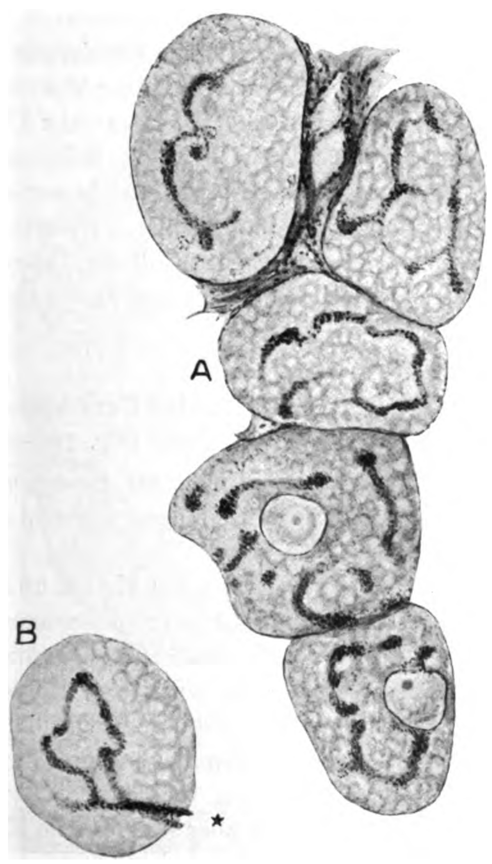


Fig. 25.

Belegzellen aus dem oberen Abschnitt der Fundusdrüsen, Binnengerüst?, 44jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1% ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1. A Tangentialer Längsschnitt der Drüse. B Aus einem mittleren Längsschnitt, bei * Lichtung der Drüse.

Der Gesamteindruck dieses Gerüstwerkes entspricht mehr dem bekannten Bilde der Sekretkapillaren dieser Zellen, das durch Chromsilber-Imprägnation in positiver, durch viele Konservierungsflüssigkeiten in negativer Form erhalten werden kann. Die im Innern des konservierten Stückchens befindlichen Belegzellen zeigen nur

leere Sekretkapillaren und zwar in derselben Lage und Anordnung, wie das Gerüstwerk der Belegzellen aus den peripherischen Teilen des Stückes, das in Fig. 25 abgebildet ist. Dieses entspricht nach meiner Meinung den binnenzelligen Sekretkapillaren, deren Inhalt durch die an der Oberfläche des Stückes schnell und energisch einwirkende Konservierungsflüssigkeit gefällt und durch die Osmierung imprägniert wurde.

Da nun in den Belegzellen durch die Osmierung keine andere Bildung dargestellt wurde, die den Charakter des Binnengerüstes zeigt, obwohl die benachbarten Hauptzellen es sehr klar und deutlich zeigen, so muß man schließen, daß die Belegzellen entweder kein Binnengerüst besitzen, was eine große und bemerkenswerte Ausnahme wäre oder der Inhalt der binnenzelligen Sekretkapillaren und damit diese selbst sind das Binnengerüst dieser Zellen. Die Entscheidung muß besonders auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen vorbehalten bleiben.

7. Das Binnengerüst in den Zellen der Brunnerschen Drüsen und ihrer Ausführungsgänge (Fig. 26—28).

Über das Binnengerüst in den Zellen der Brunnerschen Drüsen von Tieren sind nur ganz kurze Mitteilungen von Golgi (1909) und Kolster (1913) vorhanden.

Holmgren (1904) hat diese Drüsen des Menschen in Carnoys Flüssigkeit konserviert und in ihnen das Trophospongium gefunden; er sagt, es stimme mit dem der Pankreasdrüsenzellen überein. Golgi teilt mit, daß auch in diesen Drüsen ein zartes Binnengerüst vorhanden ist. Nach Kolster stimmen die Zellen ziemlich überein mit denen der Pylorusdrüsen. Bei diesen liegt das lockere Gerüst »zwischen Kern und Oberfläche der Drüsenzelle, von letzterer doch stets weit ab«. Bei den Brunnerschen Drüsen aber sitzt es dem Kern »kuppenförmig« auf und kann daher »seitwärts« sichtbar sein. »Der basale Teil der Zellen ist aber stets ganz ohne schwarze Substanz«.

Technisches: Mein Material stammt von dem 44jährigen Mann. Es kommt zwei Stunden 25 Minuten nach dem Tode in die Konservierungsflüssigkeit, verbleibt in ihr 52 Stunden, wird 26 Stunden gewässert und 9 Tage der Einwirkung der 1%igen Osmiumsäurelösung bei 30—35° C ausgesetzt.

Befunde: Die Drüsenzellen sind prall mit Sekret gefüllt, der Zellkern liegt platt an der Zellbasis. Die schaumige Architektur des Zytoplasmas reicht von der Oberfläche bis zur Basis der Zelle.

Das Aussehen und die Lage des Binnengerüstes gleichen dem bei den sekretgefüllten Schleimzellen der Tracheadrüsen geschilderten Zustand (vgl. Fig. 26 mit Fig. 10). Das Binnengerüst besteht aus feinen Balken, die im intergranulären Zytoplasma des basalen Zellabschnittes liegen (Fig. 26, 27). Einzelne Balken kommen dicht an die Seitenflächen der Zellen heran. Dadurch entsteht auch hier bei Querschnitten der Endkammern der Eindruck eines Kranzes. Schlingen mit spitzem Scheitel und einzelne Balken des Gerüstes streben basalwärts und aufwärts.

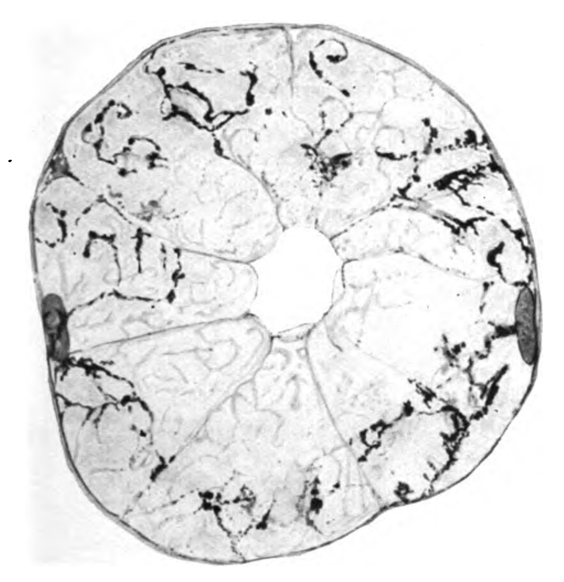


Fig. 26.

Brunnersche Drüse, Querschnitt einer Endkammer mit geladenen Zellen, Binnengerüst, 44jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

Die kleinen intralobulären Ausführungsgänge besitzen ein niedriges Epithel. Ihr Binnengerüst besteht aus einigen kleinen Stücken, die oberhalb des Kernes liegen. Die größeren Ausführungsgänge der Läppchen sind ausgekleidet von Schleimzellen, die an dem untersuchten Material auch ganz gefüllt sind mit Sekret und deren Binnengerüst dieselbe Lage und denselben Bau zeigt wie die Zellen der Endkammern.

Ein abweichendes Bild bietet ein einzelnes Gangsystem, das ein Teil einer Brunnerschen Drüse ist (Fig. 28). Sämtliche Zellen der Endkammern und des Ausführungsganges sind nur etwa zur Hälfte mit Sekret gefüllt. Der basale Zellabschnitt ist frei von Sekret; er

enthält den kugeligen oder schwach ellipsoidischen Kern, der die Zellbasis nicht berührt. Oberhalb des Kernes liegt das kugelige Binnengerüst. Es besteht aus dicken Balken, die sehr enge Maschen bilden.

Dieses Bild entspricht im wesentlichen demjenigen, das KOLSTER von den sekretleeren Pylorusdrüsenzellen des Bären entwirft. — Es mag gestattet sein, sie zum Vergleich heranzuziehen, wegen ihrer großen Ähnlichkeit, wenn nicht gar Übereinstimmung mit den Zellen der BRUNNERschen Drüsen. — In den sekretleeren Pylorusdrüsenzellen »lag der runde, eventuell längliche Kern ein Stück vom basalen



Fig. 27.

BRUNNERsche Drüse, Tangentialschnitt des blinden Endes einer Endkammer mit geladenen Zellen, Binnengerüst, 44 jähriger Mann. Cons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1% ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

Zellenrande entfernt. Das geschwärzte Netz war alsdann recht dicht, die Maschen desselben klein, die Form des Ganzen sphärisch. Dabei lag es oberhalb des Kernes, oftmals ein wenig von demselben entfernt, so daß kein Kontakt stattfand«.

Die mit dem starken Binnengerüst versehenen Zellen der BRUNNERschen Drüsen sind zwar nicht völlig sekretleer, ihr Binnengerüst besitzt aber dieselbe Lage und dasselbe Aussehen, das nach KOLSTER die sekretleeren Pylorusdrüsenzellen und nach den oben geschilderten Befunden (vgl. Fig. 13), die sekretleeren Schleimzellen der Tracheadrüsen auszeichnet. Wir haben damit ein neues Beispiel für den Zusammenhang zwischen Binnengerüst und Zellfunktion. Welcher Art dieser ist, muß durch systematische Versuche festgestellt werden.

Außer der Untersuchung der von NASSONOW (1924) beschriebenen Bedeutung des Binnengerüstes für die Bildung der Sekretgranula wird es sich darum handeln, festzustellen 1. ob es sich um eine Massenzunahme der Substanz des Binnengerüstes handelt und 2. ob diese Erscheinung bei der Ausstoßung des Sekretes aus der Zelle eintritt oder erst bei Beginn der Bildung des neuen Sekretes.

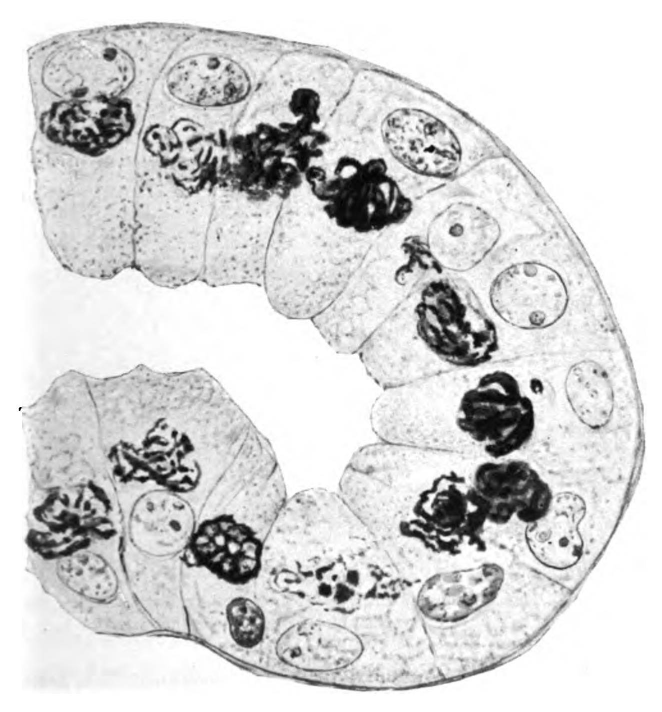


Fig. 28.
BRUNNERsche Drüse, Längsschnitt einer Endkammer mit etwa halb entleerten Zellen, Binnengerüst, 44jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500 : 1.

8. Das Binnengerüst in den Epithelzellen des Darms (Fig. 29).

A. Das Binnengerüst der Zylinderzellen.

HOLMGREN (1902, 1904) hat schon 1902 in den Zylinderzellen des Katzendarmes das Trophospongium mittels Trichlormilchsäure und Resorzinfuchsin dargestellt. Später (1904) berichtet er über dieselben Befunde und über die Kanälchen bei Igel, Maus, Ratte, Kaninchen, Meerschweinchen, Frosch, Salamandra, Pelobates. Beim Menschen erhielt er nach Konservierung in FLEMMINGS Flüssigkeit und Färbung durch Eisenhämatoxylin oder Saffranin-Gentiana nur

das Bild der »Saftkanälchen«. Sie liegen oberhalb des Kernes und ihm dicht an. CAJAL (1904) untersucht mit seiner ersten Gerüstmethode die Darmepithelzellen des Meerschweinchens. Form und Lage des Binnengerüstes stimmen im wesentlichen überein mit HOLMGRENS Beschreibung. Er nennt die Anordnung »glomerulo« und glaubt, daß das positive Bild, welches die Imprägnation gibt, durch einen Silberniederschlag innerhalb der Saftkanälchen zustande kommt. Diese enthalten eine Substanz, die wahrscheinlich reich ist an Albuminoiden und Natriumchlorid.

Sieben Jahre später erscheint eine Arbeit von WEIGL (1911), der mit den Osmium-, Arsensilber- und Uransilber-Imprägnationen sowie mit den gewöhnlichen Konservierungs- und Färbungsmethoden die

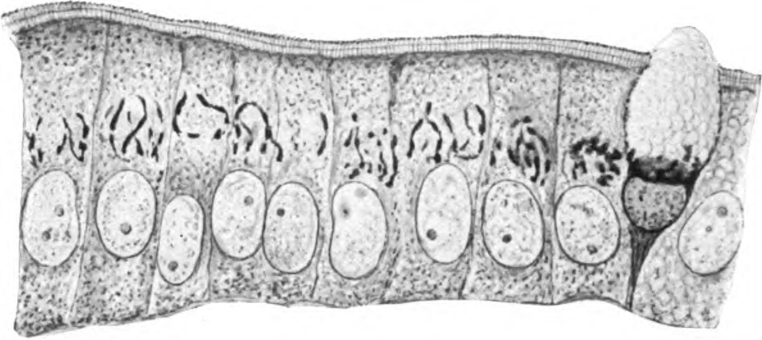


Fig. 29.
Darmepithelzellen aus dem Duodenum, Binnengerüst, 44jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

Darmepithelzellen aller Wirbeltierklassen behandelt. Das Binnengerüst verhält sich in morphologischer und färberischer Beziehung überall gleich. Es liegt gewöhnlich zwischen Kern und Zelloberfläche, selten neben oder unterhalb des Kernes. Während der Resorption ändert es weder Lage noch Gestalt.

CORTI (1924) verwendet wie WEIGL außer den gebräuchlichen Konservierungen und Färbungen die drei Imprägnationsmethoden und zwar für den Igel Arsensilber, für Meerschwein und Ratte dasselbe und Uransilber, für die Maus Osmiumsäure, für junge Salmoniden verschiedener Arten Arsensilber und Uransilber. Das Binnengerüst liegt stets oberhalb des Kernes, dicht an ihm oder etwas entfernt, selten (bei Ratte und Maus) etwas seitlich am Kern herabsteigend, jedoch höchstens bis zu seiner Mitte; niemals liegt es unter ihm. Es besteht aus etwa drei bis vier länglichen Gebilden in Gestalt dicker, kräftiger Lamellen, die gerade oder leicht geschlängelt,

isoliert oder spärlich miteinander verbunden in der Längsrichtung der Zelle verlaufen.

Die »Saftkanälchen« HOLMGRENS werden als Lakunen bezeichnet, sie entsprechen dem Binnengerüst.

Auch NASSONOW (1923) beschreibt und zeichnet das Binnengerüst der Zylinderzellen des Darmes von Triton taeniatus, hergestellt mit der Methode KOPSCH-KOLATCHEV. Es ist reicher als das Gerüstwerk der von CORTI bearbeiteten Tieren, stimmt aber im wesentlichen nach Lage und Bau mit dessen Beschreibung überein.

Technisches: Das von mir benutzte Material ist dasselbe wie bei den BRUNNERschen Drüsen.

Befunde: Das Binnengerüst der Zylinderzellen des menschlichen Darmes entspricht im wesentlichen der von den genannten Forschern gegebenen Schilderung. Es ist etwas schwächer als bei Triton, dagegen reicher als bei den von CORTI untersuchten Tieren. Es liegt oberhalb des Kernes, kommt dicht heran an dessen oberen Pol und besteht aus einer Anzahl von Balken, die in der Längsrichtung der Zelle verlaufen, aber etwas mehr miteinander in Verbindung stehen als es bei Tieren der Fall ist.

B. Das Binnengerüst der Becherzellen (Fig. 17, 19, 29).

Erst 1915 werden Imprägnationen des Binnengerüstes der Becherzellen veröffentlicht. CAJAL (1915) wendet seine Uransilbermethode bei einige Tage alten Kaninchen, Meerschweinchen und Katzen an. Das Binnengerüst liegt in allen Stufen der Sekretbildung stets oberhalb des Kernes; seine Masse nimmt zu mit der größeren Menge des Sekretes. Es besteht nur aus wenigen einzelnen Stücken in Zellen, die noch kein Sekret enthalten, ist in Zellen, die Sekret gebildet haben, stärker und als Gerüst ausgebildet, dessen Balken hauptsächlich in der Längsrichtung der Zelle verlaufen. Bei weiterer Zunahme des Sekretes wird es noch stärker; bei ganz großen Becherzellen, deren Kern dreieckig erscheint, zerfällt das hypertrophische Binnengerüst und mischt sich dem Sekret bei.

Mit der Methode KOPSCH-KOLATCHEV hat NASSONOW (1923) die Becherzellen des Darmepithels von Triton taeniatus untersucht, ein anscheinend außerordentlich geeignetes Material. Auch er findet das Binnengerüst bei jungen und älteren Stufen der Sekretbildung in Gestalt längsgerichteter Balken oberhalb des Kernes. Es ist auf jüngeren Stufen auch oben geschlossen, auf älteren öffnet es sich



nach oben. Der von CAJAL angenommene Zerfall wurde nicht gesehen. Die Sekretkörnchen entstehen an den Balken des Gerüstes.

CORTI (1924) bildet Becherzellen aus dem Darmepithel des Igels ab, imprägniert durch Arsensilber. Das Binnengerüst liegt immer zwischen Kern und Sekret. Dieses beeinflußt die Form des Gerüstwerkes, denn es wird zusammengedrückt, wenn die Zelle prall gefüllt ist.

Technisches: Das Material ist dasselbe wie bei den BRUNNERschen Drüsen.

Befunde: Meine Präparate enthalten fast nur große Becherzellen, so daß ich über die jüngeren Stufen nichts sagen kann. In den ganz mit Schleim gefüllten dickbauchigen Becherzellen (Fig. 29) liegt das Binnengerüst zwischen oberem Kernpol und unterem Ende der Schleimmasse. Die Gesamtform ist bikonkav. Einzelne Balken ragen an der Außenfläche des unteren Endes der Sekretmasse nach oben. Dasselbe Bild geben auch Becherzellen anderer Organe, siehe Fig. 19, Flimmerepithel der Trachea und Fig. 17, Zylinderepithel des großen Ausführungsganges einer Tracheadrüse.

9. Das Binnengerüst in den Drüsenzellen der Bauchspeicheldrüse (Fig. 30, 31).

Das Binnengerüst der Pankreasdrüsenzellen ist verhältnismäßig oft untersucht worden, freilich nur bei Tieren. Übereinstimmend geben alle Bearbeiter an, daß es oberhalb des Kernes liegt. Die vorhandenen Unterschiede betreffen, wenn wir absehen von HOLMGRENS Trophospongienlehre und von SAGUCHIS Befund, daß vom Binnengerüst Fortsätze ausgehen, die an der oberen Fläche und den Seitenflächen der Zelle enden, nur geringe Einzelheiten über Größe und Ausdehnung des Gerüstwerkes. Erst NASSONOW bringt etwas grundlegend Neues indem er sagt, daß die Sekretkörnchen innerhalb des Binnengerüstes entstehen.

Im einzelnen sei kurz folgendes erwähnt: NEGRI (1900) findet bei Katzen mit VERATTIS Modifikation das Binnengerüst im oberen Abschnitt der Zelle.

HOLMGREN (1902, 1904) verwendet seine Trophospongienmethode bei Salamandra maculosa, Igel, Katze, Frosch. Das Trophospongium liegt zwischen Kern und Drüsenlichtung. Das Bild der Kanälchen an Stelle der Trophospongien ergeben Konservierung durch CARNOYS Flüssigkeit oder Pikrinsublimat mit nachfolgender Färbung.

v. Bergen (1904) erhält mit der primären Osmierung nach Kopsch das Binnengerüst bei der Katze und zwar oberhalb des Kernes bis zur Grenze der Sekretkörnchen reichend. (Augenscheinlich an Zellen, die nur wenig Sekretkörnchen enthielten.)

Bensley (1911/12) untersucht das Meerschweinchen. Nach Konservierung durch Formol-Zenker und Färbung mit basischen Anilinfarben bleibt (am besten an körnchenfreien Zellen) das Binnengerüst ungefärbt. Es liegt zwischen Kern und Drüsenlichtung, doch ziehen auch einzelne Balken neben dem Kern basalwärts. An Präparaten nach den Methoden von Golgi und Kopsch erscheint es als ein »system of closed spaces«.

Kolster (1913) verwendet (wohl beim Kaninchen) die Arsensilber- und die Uransilbermethode. Er findet das Gerüstwerk als scharf umrandetes recht grobes Netz zwischen Kern und Zelloberfläche, und zwar gewöhnlich zwischen Kern und den Sekretkörnern; es scheint manchmal den Kern zu berühren und hat dann kappenförmige Gestalt; es erstreckt sich oft recht weit in die Region der Sekretkörner hinein.

Cajal (1915) findet mit seiner Uransilbermethode bei Kaninchen, Hund, junger Katze, das Gerüst in Form und Lage, wie Negri, v. Bergen, Kolster es beschrieben haben. In Zellen, die wenig Sekretkörnchen enthalten, ist es ein kompaktes geschlossenes Gerüstwerk; in sekretgefüllten Zellen ist es lockerer angeordnet »fragmentado y disociado«. Bei Tieren, deren Zellen durch Pilokarpin sekretleer gemacht sind, liegt es dicht an der oberen Fläche der Zelle.

Saguchi (1919/20) wendet beim Frosch die Methoden von Kopsch, Sjövall, Cajal, Weigl an; (mit der Arsensilbermethode erhielt er keine Imprägnation). Manchmal ergibt Konservierung mit Flemmings Flüssigkeit und Färbung durch Eisenhämatoxylin ähnliche Gerüstwerke. Er beschreibt — im Gegensatz zu allen bisherigen Untersuchern — Fortsätze des Binnengerüstes, welche die obere und die laterale Fläche der Zelle erreichen; er knüpft daran Erörterungen über die funktionelle Bedeutung des Binnengerüstes (s. weiter unten S. 275).

Nassonow benutzt mit großem Erfolg Kolatchevs Modifikation der Osmiummethode bei Axolotl, Triton, Maus. In der ersten Arbeit (1923) wird das Pankreas von Axolotl und Triton unter »normalen Bedingungen« untersucht. Dabei wurden »keine augenfälligen Veränderungen der Struktur, der Lage und der Masse« des Binnengerüstes beobachtet. Es liegt zwischen Kern und Drüsenlichtung und

bedeckt den oberen Kernpol. In der zweiten Arbeit (1924) untersucht NASSONOW die durch Pilokarpin von den Sekretkörnchen befreiten Zellen und die spätere Bildung der Granula im Pankreas der Maus. Das Binnengerüst in »normalen Drüsen« ist ein weitmaschiges Gerüst mit ziemlich dicken Balken; es »liegt immer streng an der Grenze zwischen dem Zimogen und der hyalinen Zone« oberhalb des Kernes. Sein unterer Teil zeigt geschlossene Schlingen, der obere sendet Balken zwischen die Sekretkörnchen. In Zellen, die wenig Sekretkörnchen enthalten, liegt es weiter vom Kern entfernt; bei reichlich vorhandenen Sekretkörnchen kommt es näher an den Kern heran. Seine Balken enthalten Sekretkörnchen von verschiedener Größe = an das Binnengerüst »gebundene Granula«; in den Lücken des Gerüstes und im oberen Zellteil liegen »freie Granula«. Sind die Zellen durch Pilokarpin völlig befreit von den Sekretkörnchen, so liegt das Gerüst dicht an der Drüsenlichtung, weit weg vom Kern, wie es CAJAL schon beschrieben hat; es ist zusammengeschrumpft, seine Masse ist vermindert. Die neuen Sekretkörnchen entstehen im Innern der Gerüstbalken, die von »winzigen Körnchen« ganz durchsetzt sind, während die Maschen frei von ihnen sind. Die Körnchen nehmen an Zahl und Größe zu, das Binnengerüst wird größer, bekommt wieder die Form des weitmaschigen Gerüstes und nimmt dadurch mehr Raum ein. Es scheidet die ausgearbeiteten Sekretkörnchen nach oben hin aus »selbst aber läßt es sich zum Kern hinab, wobei seine untere Kontur auf der Grenze beider Zonen« (d. h. der sekretleeren und der sekretgefüllten) bleibt. Es ist ein geschlossenes Netz zwischen Kern und Drüsenlichtung, es senkt sich nicht unter das Kernniveau.

Technisches: Mein Material stammt von dem 22jährigen Mann. Vier Stückchen von je etwa 50 cmm werden $1\frac{3}{4}$ Stunden nach dem Tode in 10 ccm Konservierungsflüssigkeit gelegt, bleiben in ihr 25 Stunden, werden 28 Stunden gewässert und kommen für 3, 4, 5 oder 6 Tage in 1%ige Osmiumsäurelösung bei 30—35° C. Nur das Stück, welches 6 Tage der Osmiumwirkung ausgesetzt war, zeigt das Binnengerüst genügend imprägniert, jedoch nur in einer schmalen peripherischen Zone. In dieser sind auch alle Sekretkörnchen erhalten, was im Innern des Stückes nicht der Fall ist. In der mittleren Zone sind sie nur zum Teil konserviert. Daraus folgt, daß die Stückchen zu groß waren für die benutzte Konservierungsflüssigkeit; man wird also vom Pankreas nur sehr kleine Stücke (1—2 mm Seitenlänge) nehmen dürfen.

Befunde: Die Zellen (Fig. 30, 31) sind etwa zu einem Drittel ihrer Höhe mit Sekretkörnchen erfüllt. (Der Magen war ohne Inhalt; in den letzten 10 Stunden war keine Nahrung aufgenommen worden.)

Die Körnchen von verschiedener Größe liegen regellos durcheinander. — Die größten liegen nicht etwa dicht an der Drüsenlichtung und die kleinsten nicht etwa in der Gegend des Binnengerüstes. —

Das Binnengerüst befindet sich oberhalb des Kernes mit seinem größten Teil in einer von Sekretkörnchen mehr oder weniger freien Zone (Fig. 30); einzelne Balken erstrecken sich aber zwischen die untersten Sekretkörnchen und manchmal findet man auch in den Maschen des Gerüstwerkes mehr oder weniger Sekretkörnchen. Innerhalb der Gerüstbalken selber habe ich keine gesehen. Das Binnengerüst kommt meist dicht an den oberen Kernpol heran, der manchmal auch ein wenig in das Gerüst hineinragt. Bilder, wie die mit

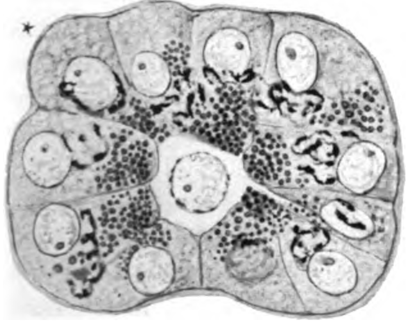


Fig. 30.
Bauchspeicheldrüse, Endkammer, Binnengerüst, 22 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat. geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 6 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

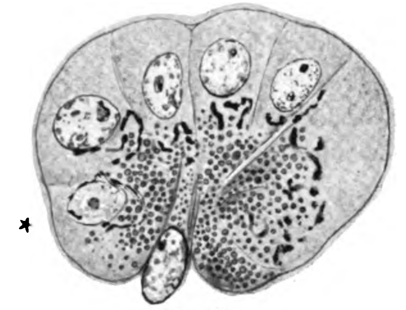


Fig. 31.
Bauchspeicheldrüse, Endkammer, Binnengerüst, 22 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 6 Tage, Schnittdicke 2 μ. Vergr. 1500:1.

Sternchen bezeichneten Zellen der Fig. 30 und 31, bei denen der Kern ganz oder zum größten Teil von Gerüstbalken umgeben zu sein scheint, entstehen durch Schrägschnitte oder Querschnitte der betreffenden Zellen. Die Betrachtung der vorhergehenden oder der folgenden Schnitte läßt ein richtiges Urteil gewinnen. Die von SAGUCHI beschriebenen Fortsätze des Gerüstwerkes, welche die obere oder die seitlichen Flächen der Zelle erreichen sollen, habe ich niemals gesehen.

10. Das Binnengerüst in den Epithelzellen der Prostatadrüsen.

(Fig. 32—35.)

Außer der eingehenden, noch nicht übertroffenen Bearbeitung der Prostatadrüsenzellen des Hundes durch v. BERGEN (1904), sind nur noch zwei Arbeiten und zwar über die Zellen der menschlichen Prostata vorhanden: VERSON (1908) und TADDEI (1910).

v. Bergen untersucht das Binnengerüst der Prostataepithelzellen in mannigfacher Weise: 1. überlebende Zellen, 2. mit Verattis Modifikation von Golgis Gerüstmethode, 3. mit der primären Osmierung nach Kopsch, 4. Konserviert durch Kaliumbichromat-Formalin nach Kopsch, ohne oder mit Färbung durch Eisen-Alizarin-Kristallviolett nach Benda oder Resorzinfuchsin, 5. mit Holmgrens Trophospongienmethode, 6. mit den gebräuchlichen Konservierungen und Färbungen.

In den überlebenden Zellen, die jede Schnittfläche der Prostata in reichlichem Maße isoliert liefert (nach Hammar), ist das Binnengerüst, wenn auch undeutlich, zu erkennen. Es liegt oberhalb des Kernes zwischen den hier spärlicher vorhandenen Sekretkörnchen und erscheint als »helle, homogene, geschlängelte, ineinander übergehende schmale Streifen«. Einzelne Zellen zeigen an dieser Stelle einen hellen, von Sekretkörnchen ganz oder völlig freien Hof, in dem manchmal auch verschlungene Streifen sich infolge anderer Lichtbrechung hell oder dunkel abheben.

Die nach Golgi-Veratti behandelten Zellen haben an derselben Stelle ein vollständig oder unvollständig imprägniertes Binnengerüst.

Die mit Osmiumsäure hergestellten Präparate zeigen in den meisten Zellen oberhalb des Kernes ein geschlossenes, meist kugeliges, in niedrigen Zellen auch abgeplattetes Binnengerüst, von dem hier und da einzelne Fäden basalwärts und aufwärts abgehen. Die Fäden besitzen manchmal knotenähnliche Verdickungen, deren Inneres nicht geschwärzt ist; in einigen Zellen bestehen die Fäden nur aus Körnerreihen. Das gut ausgebildete Binnengerüst umfaßt ein Gebiet von etwa Kerngröße.

Die mit Kaliumbichromat-Formalin konservierten Zellen stimmen am besten überein mit dem Bild der überlebenden Zelle; jedoch treten die Balken des Binnengerüstes viel schärfer hervor. Sie werden nicht gefärbt durch Eisen-Alizarin-Kristallviolett oder durch Eisenhämatoxylin, wohl aber durch Resorzinfuchsin.

Durch Holmgrens Trophospongienmethode wird das Gerüst auch dargestellt, ebenso durch Konservierung in Zenkers Flüssigkeit oder Platinchloridchromessigsäure mit Färbung durch Eisenhämatoxylin oder Bendas Eisen-Alizarin-Toluidinblau. Die hiermit erzielten Bilder sind aber nicht so gut. Einzelne Teile des Gerüstes zeigen doppelte Konturen. Daraus folgt, daß die die Netzfäden bildende Substanz durch diese Flüssigkeiten »zur Lösung gebracht und verändert wird«.

VERSON (1908) konnte operativ gewonnene (hypertrophische) **Prostata des Menschen** mit der Arsensilber-Methode untersuchen. Das Binnengerüst liegt immer am oberen Kernpol, den es bedeckt. Es besteht manchmal nur aus einem gewundenen Faden, in anderen Zellen bildet der Faden eine Schlinge oder einen Ring oder einen kleinen Knäuel.



Fig. 32.
Prostatadrüse, Epithel. Binnengerüst. 44 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 9 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

TADDEI (1910) benutzt ebenfalls die Arsensilber-Methode an vier hypertrophischen durch Operation entfernten **Prostatae des Menschen.** Seine Befunde decken sich im wesentlichen mit denen von VERSON.

Technisches: Das von mir benutzte Material stammt von dem 22jährigen und dem 44jährigen Mann. Von dem 22jährigen werden vier Stückchen von je etwa 50 cmm Masse 4 Stunden nach dem Tode in

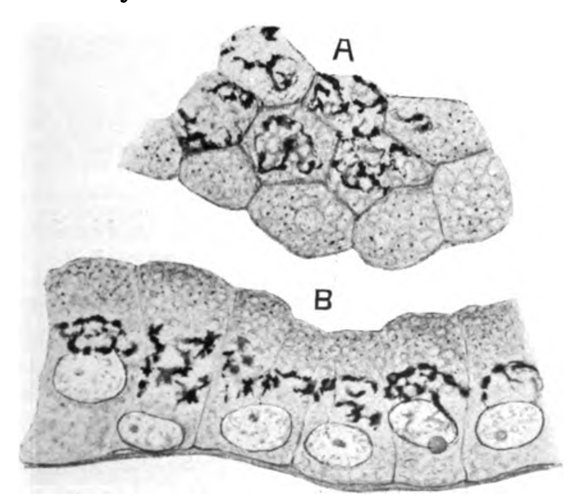


Fig. 33.
Prostatadrüse, Epithel, Binnengerüst, 22jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1 % ige Osmiumsäurelösung 6 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1. A Querschnitt der Zellen in Höhe des Binnengerüstes. B Längsschnitt der Zellen.

10 ccm der Konservierungsflüssigkeit gelegt, bleiben in ihr 24 Stunden, werden 27 Stunden gewässert und verweilen 3, 4, 5 oder 6 Tage in 1%iger Osmiumsäurelösung bei 30—35° C. Die Stückchen der Prostata des 44jährigen Mannes werden 3 1/2 Stunden nach dem Tode in die

Konservierungsflüssigkeit gebracht, bleiben in ihr 50 Stunden, werden 26 Stunden gewässert und 9 Tage bei 30—35° C in 1%iger Osmiumsäurelösung gelassen.

Befunde: Ich beginne mit dem am längsten osmierten Material (Fig. 32). Das Binnengerüst liegt als geschlossenes System oberhalb des Kernes und zwar näher oder weiter von ihm. Manchmal erstrecken sich einzelne Balken eine kurze Strecke weit aufwärts oder basalwärts. Kleine ungefärbte Stellen sind manchmal im Innern der Balken zu sehen. Auffallend ist die Dicke der Balken (vgl. Fig. 32, 9 Tage und Fig. 35, 3 Tage Imprägnation). Die Balken der 6 Tage imprägnierten Prostata (Fig. 33) sind erheblich dünner. Sie scheinen in manchen Zellen aus einzelnen Stücken zu bestehen. Ihre Lage zum Kern ist dieselbe. Interessant ist das Verhalten des Binnengerüstes in einer Endkammer, die mit sehr abgeplatteten Zellen ausgekleidet ist (Fig. 34). In diesen Zellen liegt das Binnengerüst manchmal ganz, manchmal zum Teil seitlich an dem abgeplatteten Kern, wie es von anderen flachen Zellen bekannt ist (Ballowitz 1900, Deineka 1912). In Prostatazellen, die nur drei Tage lang osmiert waren (Fig. 35), ist das Binnengerüst unvollständig und nur schwach imprägniert. Die Balken sind bedeutend dünner. Graubraun gefärbte Lipoidkugeln liegen im basalen Abschnitt der Zelle.

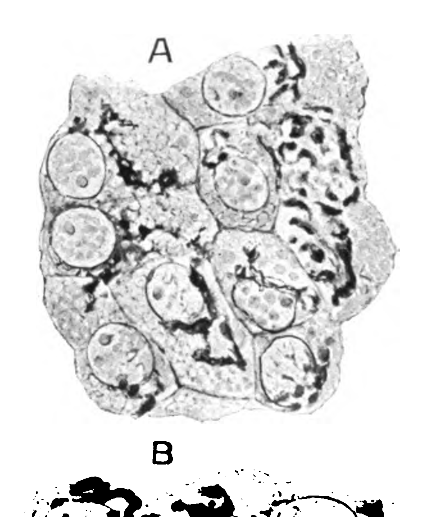


Fig. 34.
Prostatadrüse, niedriges Epithel, Binnengerüst, 22 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat. geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 4 Tage. Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1. A Flächenbild. B Durchschnitt senkrecht zur Oberfläche.

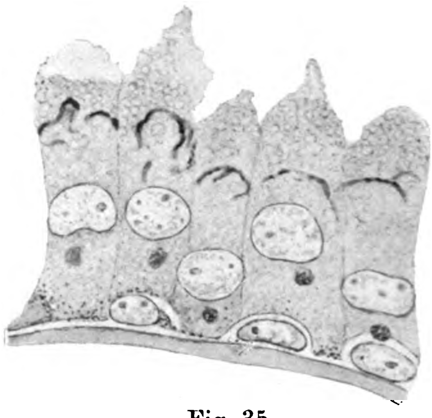


Fig. 35.
Prostatadrüse, Epithel, Binnengerüst, 22 jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 3 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

11. Das Binnengerüst in den Epithelzellen der Samenblase (Fig. 36).

Nur ein Autor hat das Binnengerüst in den Epithelzellen der Samenblase untersucht. Nach NASSONOW (1924) liegt in den Zellen der Samenleiterblase der Maus das Binnengerüst zwischen dem Kern und der freien Oberfläche. Es ist ein geschlossenes Gerüstwerk, dessen Balken knotenartige Verdickungen zeigen. Seine untere Grenze ist geschlossen, die obere mit blinden Auswüchsen versehen, die ihm einen nach oben offenen Charakter verleihen.

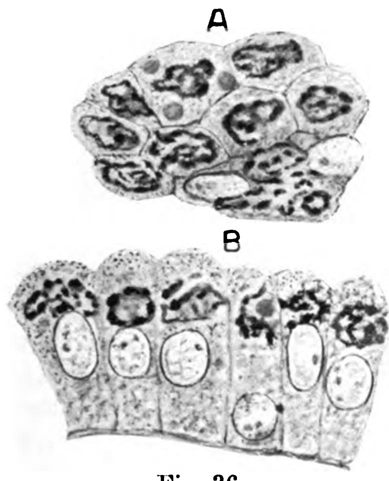


Fig. 36.
Samenblase, Epithel, Binnengerüst, 22jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 6 Tage, Schnittdicke 4 μ. Vergr. 1500:1.
A Querschnitt der Zellen in Höhe des Binnengerüstes, B Längsschnitt der Zellen.

Technisches: Mein Material stammt von dem 22jährigen Mann. Vier kleine Stücke werden 4 Stunden nach dem Tode in 10 ccm Konservierungsflüssigkeit gelegt und bleiben in ihr 24 Stunden. Sie werden dann 24 Stunden gewässert und bleiben 3, 4, 5 oder 6 Tage in 1%iger Osmiumsäurelösung bei 30—35° C.

Befunde: Das Binnengerüst liegt oberhalb des Kernes als ringsherum geschlossenes Gerüstwerk von ziemlich dicken Balken. Es ist im ganzen etwas größer als der Zellkern. Graubraun gefärbte Lipoidkugeln liegen im oberen Abschnit der Zellen.

12. Das Binnengerüst in den Epithelzellen der Cowperschen Drüse und ihrer Ausführungsgänge (Fig. 37, 38).

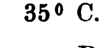
Hierüber habe ich keine Mitteilung in der Literatur gefunden. Die Teile der Drüse, welche ich konserviert habe, enthalten nur Schleimendkammern, keine Halbmonde, keine serösen Endkammern.

Technisches: Von der sehr gut ausgebildeten Drüse des 22jährigen Mannes werden 4 kleine Stückchen $4^1/_4$ Stunde nach dem Tode in die



Fig. 37.
COWPERsche Drüse, Querschnitt einer Endkammer mit geladenen Zellen, Binnengerüst, 22jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 5 Tage. Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

Konservierungsflüssigkeit gelegt und bleiben in ihr 24 Stunden; werden 27 Stunden gewässert und kommen für 3, 4, 5 oder 6 Tage in 1 %ige Osmiumsäurelösung bei 30 bis 35° C.



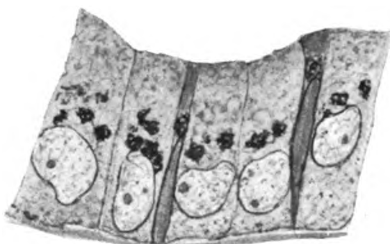


Fig. 38.
COWPERsche Drüse, Epithelzellen der Wand eines kleinen Ausführungsganges, Binnengerüst, 22jähriger Mann. Kons. Chrom-Osmium-Bichromat, geschwärzt durch 1%ige Osmiumsäurelösung 5 Tage, Schnittdicke 5 μ. Vergr. 1500:1.

Befunde: Die geladenen Zellen der Endkammern besitzen im basalen Abschnitt ein weitmaschiges, aus dünnen Balken bestehendes Gerüstwerk, welches dasselbe Aussehen und dieselbe Lage hat wie in den geladenen Schleimzellen der Tracheadrüsen (Fig. 10) und der BRUNNERschen Drüsen (Fig. 26). Die Zylinderepithelzellen der intralobulären Ausführungsgänge besitzen nur ein aus kleinen Stückchen bestehendes, oberhalb des Kernes gelegenes Binnengerüst (Fig. 38).

IV. Zusammenfassung und allgemeine Betrachtungen.

Das Binnengerüst, das Trophospongium, die Saftkanälchen der 12 in dieser Mitteilung untersuchten Organe, sind am menschlichen Material nur selten und meist nur nebenbei behandelt worden: mit den Imprägnationsmethoden nur Spinalganglienzellen eines Fötus (Smirnow 1902) und Prostatadrüsenzellen vom hypertrophischen Organ (Verson 1908, Taddei 1910); mit den Trophospongienmethoden Spinalganglienzellen des Erwachsenen (Holmgren 1902) und Brunnersche Drüsen (Holmgren 1904); mit den Kanälchenmethoden Darmepithelzellen (Holmgren 1902) und Tracheadrüsen (von Bergen 1904).

Demnach ist in dieser Arbeit zum erstenmal beim Menschen das imprägnierte Binnengerüst dargestellt an Spinalganglienzellen des Erwachsenen, an sympathischen Ganglienzellen, an Epithelzellen des Plexus chorioideus, der Tracheadrüsen und ihrer Ausführungsgänge, am Flimmerepithel der Trachea, Oberflächenepithel des Magens, seinen Haupt- und (?) Belegzellen, am Epithel der Brunnerschen Drüsen, an Darmepithelzellen, Drüsenzellen der Bauchspeicheldrüse, der Samenblase, der normalen Prostata, der Cowperschen Drüse.

Bei allen untersuchten Epithelzellen des Menschen liegt das Binnengerüst oberhalb des Kerns, wo es auch bei Tieren meist gefunden wurde. Die wenigen Ausnahmen (Golgi 1909, D'Agata 1910, Biondi 1911) sind gewonnen mit der Arsensilbermethode, die nach dem Urteil verschiedener Autoren und auch meinem die schwierigste und unsicherste aller Gerüst-Imprägnationsmethoden ist. Neue Untersuchungen sind hier nötig. Es besteht der Verdacht, daß bei den erwähnten Arbeiten und auch bei den Epithelien der Sammelröhren der Niere (Brugnatelli 1908, Basile 1914) es sich zum Teil um imprägnierte Plastosomen handelt [1].

Eine gewisse Ausnahme sind die platten Epithelzellen einer Prostatadrüse (Fig. 34). In ihnen liegt das Binnengerüst meistens oberhalb des Kerns, in manchen Zellen aber teilweise oder ganz seitlich von ihm. Es liegt dann ähnlich wie in den dünnen Endothelzellen und Bindegewebszellen. In platten Zellen, in denen zwischen Kern

---

[1] Anmerkung bei der Korrektur. Die mir am 17. Oktober dieses Jahres zugegangene Arbeit von Lydia Karpova (Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., Bd. 2, 1925) bringt den Beweis, daß die Plastosomen bei Anwendung der Arsen-Silber-Methode ein Netz bilden können (vgl. Fig. 2 auf Tafel XVII).



und Oberfläche wenig Raum vorhanden ist, kann das Binnengerüst schließlich nur seitlich vom Kern liegen.

Niemals habe ich gesehen, daß Balken des Binnengerüstes bis zur oberen Fläche der Zelle reichen; nur in den geladenen Zellen von Schleimdrüsen gelangen einzelne Balken des im basalen Zellabschnittes liegenden Gerüstwerkes dicht heran an die Seitenflächen der Zelle. Das Gerüstwerk liegt bei allen Zellen innerhalb des Zytoplasmas ohne Verbindungen mit der Zelloberfläche.

Bei langer Einwirkung der Osmiumimprägnation werden die Balken des Gerüstes dicker (Fig. 32) als bei kürzerer Behandlung (Fig. 33, 35). Über die daraus zu ziehenden Schlüsse siehe S. 279.

Unterschiede in der Masse des Binnengerüstes sind vorhanden a) bei verschiedenen Zellarten und b) bei verschiedenen Tätigkeitsstufen derselben Zellarten.

a) Die tiefliegenden Ersatzzellen des Flimmerepithels (Fig. 19) und die Zylinderzellen der Drüsenausführungsgänge (Fig. 15, 17, 38) besitzen ein einfaches und kleines Binnengerüst, was auch bei Tieren festgestellt worden ist, z. B. durch Nassonow (1923) in den Zellen der Ausführungsgänge des Axolotlpankreas, durch Kopsch (1925) in der Epidermis von Ammocoetes und Petromyzon.

b) Die sekretleeren Zellen der Tracheadrüsen (Fig. 12) und die halbentleerten Zellen der Brunnerschen Drüsen (Fig. 28) zeigen ein außerordentlich kräftiges Binnengerüst. Hierbei kommt die oben erwähnte Bedeutung längerer Osmiumwirkung nicht in Betracht, weil die Endkammern der verschiedenen Funktionsstufen nebeneinander in demselben Schnitt liegen. Es ist sicherlich von Bedeutung, daß es sich in beiden Fällen um Schleimdrüsen handelt, deren völlig sekretgefüllte Zellen sich schnell entleeren. Die geladenen Zellen, die sich im funktionellen Ruhezustand befinden, haben ein sehr schwach ausgebildetes Binnengerüst, wie es ganz besonders deutlich ist bei den in gleicher Phase befindlichen Körnerzellen und Kolbenzellen der Epidermis von Petromyzon und Ammocoetes (Kopsch 1925). Warum nun während oder nach Entleerung des Sekretes das Binnengerüst an Masse zunimmt, kann zur Zeit nicht entschieden werden, weil die vorhandenen Tatsachen nicht genügen zu einem begründeten Urteil. Dagegen kann die Tatsache, daß die Ersatzzellen des Flimmerepithels und die zylindrischen Epithelzellen der Drüsenausführungsgänge nur ein schwaches Binnengerüst besitzen, in dem Sinne verallgemeinert werden, daß Zellen, denen keine besondere Tätigkeit, sei es Sekretion, sei es nervöser Art, zukommt, nur ein schwaches Binnengerüst be-

sitzen, das aber bei eintretender besonderer Leistung (z. B. wenn die Ersatzzellen des Flimmerepithels oder der Epidermis von Ammocoetes die Oberfläche erreichen, oder wenn die Epithelzellen der Drüsenausführungsgänge zu sezernierenden Zellen werden) sich zu kräftigem Gerüstwerk umbildet.

Ob man diesen Satz auch umkehren darf und sagen, wenn bei Epithelzellen ein schwaches Binnengerüst gefunden wird, so haben sie keine erhebliche sekretorische Leistung zu vollbringen, muß wohl überlegt werden. Er hätte in dieser Form eine große Bedeutung, z. B. für die Beurteilung der sekretorischen Tätigkeit der Nierenepithelien. Ich begnüge mich mit diesen Andeutungen; zur Entscheidung reicht das bisher vorliegende Tatsachenmaterial noch nicht.

Ob dem Binnengerüst eine Rolle zuzuschreiben ist bei der Resorption, ist zur Zeit noch ganz unbestimmt. Jedenfalls ändert es bei Darmepithelzellen nicht seine Lage bei der Resorption, wie besondere, auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen von Weigl (1912) gezeigt haben.

Die Beziehungen zwischen Saftkanälchen, Trophospongien, Binnengerüst sind schon vor einem Jahrzehnt genau bekannt gewesen, wie die ausführliche Besprechung von Duesberg (1914) zeigt, in der die gesamte Literatur mit großer Sorgfalt, Sachkenntnis und Kritik verwendet ist. Da seitdem nichts wesentlich Neues in dieser Frage dazugekommen ist, auch nicht in der sehr bemerkenswerten Arbeit von Holmgren aus dem Jahre 1914 und der Arbeit von Corti (1924), so verweise ich wegen der Literatur auf Duesberg und kann mich selber kurz fassen.

Zunächst möchte ich hervorheben, daß ich schon 1902 gesagt habe, das Trophospongium der Spinalganglienzellen ist identisch mit dem durch Silber- oder Osmiumimprägnation dargestellten Gerüst. Seit dieser Zeit sind viele Zellarten mit den Gerüst- und den Trophospongienmethoden untersucht und gewisse Gemeinsamkeiten sowie Verschiedenheiten festgestellt worden.

Duesberg benutzt Holmgrens Einteilung der Zellen und stellt folgende Beziehungen fest: Nicht in allen Zellen entsprechen sich Binnengerüst und Trophospongium: Sie entsprechen sich in Nervenzellen, Luteinzellen und den nicht nervösen Zellen mit lokalisiertem (d. h. an einem Kernpol gelegenen) Trophospongium; sie sind verschieden in den nicht nervösen Zellen mit diffusem (d. h. im ganzen Zytoplasma ausgebreiteten) Trophospongium, denn in diesen Zellen liegt das Binnengerüst nicht auch diffus, sondern polar (Nebennieren-,

Leber-, Decidua-, Riesenzellen, Zellen der LANGERHANSschen Inseln, Zwischenhodenzellen).

Mit dem Zusammenhange des Trophospongiums nach außen hat HOLMGREN sich geirrt.

Die »Saftkanälchen« HOLMGRENS entstehen bei Verwendung gewisser (saurer) Konservierungsflüssigkeiten, welche die Substanz des Binnengerüstes ganz oder zum Teil lösen oder wie ich es (1906) gesagt habe, vielleicht fällen, jedoch nicht in unlöslicher Form[1]. Letzteres ist durch OPPENHEIM (1912) als gesuchte und erkünstelte Hypothese bezeichnet worden, ein ungerechtfertigtes und leichtfertiges Urteil. Für den, der FISCHERS (1899) Untersuchungen über Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas gelesen hat, der die Eigenschaften der Fällungsgranula und der vital präformierten Granula kennt, hat meine Betrachtungsweise nichts Gesuchtes oder Erkünsteltes, sie ist selbstverständlich. Es ist auch leicht, sich davon zu überzeugen, daß aus Schnitten von Organen, die mit Konservierungsflüssigkeiten von mittlerer Fällungskraft (z. B. Pikrinsublimat) behandelt sind, sich mit Wasser eine Menge organischer Substanzen lösen, die beim Verdunsten des Wassers sich ausscheiden (zum Teil in Granulaform) und mit Anilinfarben gefärbt werden können.

Zur Zeit ist es allgemein anerkannt, daß der größte Teil der »Saftkanälchen« dadurch entsteht, daß die an ihrer Stelle innerhalb der lebenden Zelle vorhandenen Substanzen durch gewisse Konservierungsflüssigkeiten nicht erhalten bleiben, durch andere aber unlöslich gemacht und durch Imprägnation oder Färbung hervorgehoben werden können.

Deshalb ist der von CORTI (1924) für das gesamte Binnengerüst eingeführte Name »Lacunoma« unrichtig, denn er erweckt die Vor-

---

[1] Ich erlaube mir, die betreffende Stelle wörtlich anzuführen, zum Beweis, daß in Lehrbüchern nicht nur Verbesserungsbedürftiges vorhanden ist (RAUBER-KOPSCH, Lehrbuch, 7. Aufl., Abt. I, S. 126). »Es ist wahrscheinlich, daß sie (sc. die intrazellularen Kanälchen) in gewissem Sinne Kunstprodukte sind, insofern, als vorerst nicht genauer bestimmte niedere Eiweißkörper (vielleicht dieselben, welche bei anderer Behandlung das Binnennetz liefern) durch die Behandlung in nicht unlöslicher Form ausgefällt und beim Aufkleben sowie Färben der Schnitte wieder gelöst werden. An ihrer Stelle wird alsdann eine Lücke vorhanden sein. Wenn nun die künstlich hergestellten Hohlräume ein Kanalsystem von bestimmter Lage bilden, so folgt daraus zunächst nur, daß die betreffenden unbekannten Körper (Albumosen, Lecithin?) in regelmäßiger, bestimmter Lage innerhalb des Zellkörpers vorkommen.«

stellung, als habe an dieser Stelle in der lebenden Zelle nur Wasser oder irgendeine dünne Salzlösung gelegen. Außerdem trifft die Bezeichnung nicht zu für Nervenzellen, denn in diesen findet man im besten Falle nur in einigen wenigen Zellen Kanälchen.

Das in den Belegzellen des Magens gefundene Gerüstwerk entspricht wahrscheinlich den binnenzelligen Sekretkapillaren. Ob diese Zellen kein Binnengerüst haben oder ob ihr Binnengerüst mit den Sekretkapillaren übereinstimmt, ist noch eine offene Frage.

Die Beziehungen zwischen Binnengerüst und Drüsensekretion.

Die Arbeiten über diese Frage können in zwei Gruppen geteilt werden. Eine Anzahl von Forschern begnügt sich damit, die Veränderungen des Binnengerüstes nach Lage, Größe, Bau in den verschiedenen Stufen der Zelltätigkeit festzustellen und daraus Schlüsse zu ziehen, ob und wie weit es an der Sekretion beteiligt sein kann (Negri, von Bergen, Kolster, Kolmer, Da Fano, Kopsch). Die Forscher der zweiten Gruppe (Cajal, Saguchi, Nassonow) gehen einen Schritt weiter und behaupten, daß das Binnengerüst direkt beteiligt ist an der Bildung des Sekretes. Ihre Ansichten gehen aber weit auseinander.

In den ersten Jahren der Beschäftigung mit dem Binnengerüst sind die Äußerungen entsprechend dem geringen Tatsachenmaterial vorsichtig und zurückhaltend.

Negri (1900) erörtert, ob das Binnengerüst etwa binnenzelligen Sekretkapillaren entspricht; eine Frage, die damals, kurze Zeit nach der Entdeckung der Sekretkörbe in den Belegzellen des Magens, nahe lag. Er lehnt die Übereinstimmung ab, weil das Gerüstwerk keine Verbindungen mit der Oberfläche hat.

Von Bergen (1904) vermutet bei Drüsenzellen Beziehungen des Binnengerüstes zur Funktion, geht aber nicht weiter auf die Angelegenheit ein.

Erst Kolster (1913) beschreibt Veränderungen des Binnengerüstes entsprechend der Zelltätigkeit in den Pylorusdrüsenzellen des Bären. In sekretleeren Zellen ist das Gerüst recht dicht, seine Maschen klein, die Gesamtform kugelig. An sekretgefüllten Zellen ist es aufgelockert, von länglicher Form und besitzt bedeutend größere Maschen.

Kolmer (1915) ist in der absondernden Milchdrüse keine Beziehung des Binnengerüstes zur Sekretbildung aufgefallen; er meint, daß es sehr schwierig sei, die physiologische Rolle des Binnengerüstes zu beurteilen.

Die Milchdrüse, ein Organ, das während der Schwangerschaft aus dem Ruhezustand allmählich übergeht zur Tätigkeit und nach Beendigung des Säugens sich wieder zurückbildet, sollte besonders geeignet sein zur Lösung unserer Frage. Sie ist von DA FANO (1922) untersucht worden. Bei virginellen Drüsen liegt das Binnengerüst in Gestalt einer oder mehrerer kleiner, gerüstiger Bildungen oberhalb des Kerns. Während der Schwangerschaft hypertrophiert es beträchtlich und zeigt das Bestreben, den Kern ganz zu umgeben. Von der Geburt an und während der Milchabsonderung bleibt es hypertrophisch, ist aber in Stücke geteilt und von sehr verschiedener Form. Während der Rückbildung der Drüse besteht es aus einigen rundlichen, ovalen oder länglichen Stücken. Die Mehrzahl der Zellen wird ausgestoßen, andere bleiben zurück als Drüsenepithel, und deren Binnengerüst ist wieder ebenso gebaut wie das der virginellen Drüsen.

Wichtig ist (mit Rücksicht auf die von CAJAL und SAGUCHI beschriebene direkte Beteiligung des Binnengerüstes an der Bildung des Sekretes), daß DA FANO nichts feststellen konnte, was dafür spräche, daß Teile des Gerüstwerkes zusammen mit den anderen Sekretionsprodukten ausgestoßen werden.

Über die Beziehungen meiner Arbeiten zu der hier behandelten Frage siehe S. 270.

Die zweite Gruppe der Autoren bezeichnet es als möglich oder als sicher, daß das Gerüstwerk an der Bildung des Sekretes oder der Sekretkörnchen beteiligt ist.

CAJAL (1915) berichtet über Becherzellen, Unterkiefer-Speicheldrüse, Bauchspeicheldrüse.

In den Becherzellen vergrößert sich die Masse des Gerüstwerkes bei Zunahme des Sekretes, sie ist vermindert bei Untätigkeit oder Ruhe. Bei ganz großen Becherzellen mit dreieckigem Kern zerfällt es und mischt sich zu dem Sekret.

An den Zellen der Unterkiefer-Speicheldrüse konnten keine qualitativen und quantitativen Veränderungen des Gerüstwerkes entsprechend den Phasen der Sekretion festgestellt werden.

Am Pankreas dagegen ist das Gerüst kompakt und dicht in Zellen, die wenig Sekretkörnchen enthalten; in geladenen Zellen sind seine Maschen weiter; es scheint »fragmentado y disociado«. In Berücksichtigung der Befunde an den Becherzellen könnte daran gedacht werden, daß das Binnengerüst während der Sekretion größer wird, dann in Stücke zerfällt, die vielleicht teilnehmen am Sekretionsprodukt; doch kann die Fragmentation auch rein mechanische Ursachen haben.

Pilokarpin erzeugt in den Zellen der Unterkiefer-Speicheldrüse eine »desorganisazión« des Binnengerüstes, die wahrscheinlich rein mechanisch bedingt ist, daneben aber auch einen beträchtlichen Verlust seiner Masse, der bedingt zu sein scheint durch eine direkte Anteilnahme am Sekretionsprozeß. Die Veränderungen an den Drüsenzellen der Bauchspeicheldrüse sind verschieden bei jungen und bei älteren Tieren. Bei jungen Tieren liegt das unveränderte Gerüstwerk mehr oberflächlich, d. h. näher der Drüsenlichtung; bei älteren Tieren sind neben Zellen mit normalem Gerüstwerk auch Zellen vorhanden mit fragmentiertem Gerüst, wie es in der Unterkiefer-Speicheldrüse gefunden wurde.

Saguchi (1922) beschreibt in Drüsenzellen der Bauchspeicheldrüse Fortsätze, die, vom Gerüstwerk ausgehend, die obere und die laterale Fläche der Zelle erreichen. — Er befindet sich damit im Gegensatz zu allen bisherigen Untersuchern, sogar zu Holmgren. — Das Binnengerüst besteht aus einem »secreting material«, das in die Drüsenlichtung oder in die zwischenzelligen Sekretkapillaren entleert wird. Das Sekret der Pankreaszelle besteht aus Sekretkörnchen und einer Flüssigkeit. Erstere liefern wahrscheinlich die spezifischen Fermente, letztere stammt vom Binnengerüst, das nicht angesehen werden kann als überflüssiges Material.

Eine ganz abweichende Anschauung entwickelt Nassonow. In seiner ersten Arbeit (1923) über diesen Gegenstand beschreibt er, daß in serösen (Bauchspeicheldrüse, Beckendrüse) und in mukösen (Becherzellen) Zellen die »primären Granula« und die »winzigsten Schleimtropfen« an dem Balken des Binnengerüstes als »gebundene Granula« entstehen. Nachdem sie eine gewisse Größe erreicht haben, lösen sie sich ab, werden »freie Granula« und sammeln sich im oberen Teil der Zelle. Ein Zerfall des Gerüstes, der an eine bestimmte Stufe der Sekretbildung gebunden wäre, wurde nicht beobachtet; es ist aber wahrscheinlich, daß Teile von ihm sich dem ausgearbeiteten Sekret anschließen.

In der zweiten Arbeit (1924) findet er in sekretleeren Zellen des Mäusepankreas (mit Pilokarpin behandelt) das Binnengerüst im oberen Zellabschnitt, dicht an der Drüsenlichtung, wie es von Cajal beschrieben wurde, aber an Masse vermindert, zusammengeschrumpft. Die neu gebildeten Sekretkörner findet er jetzt im Innern der Gerüstbalken, die ganz von ihnen durchsetzt sind, während die Räume zwischen den Balken noch ganz frei von Körnchen erscheinen. Die Gerüstbalken sind also die »Matrix des Sekretes in der Zelle«, sie

sind ein »spezialisiertes Plasmagebiet, in welchem spezifische Einschlüsse erzeugt werden«, sie sind »der einzige Teil des Plasmas, in dem die neuen Sekretkörner überhaupt erzeugt werden«. Mit der Zeit nehmen die Körnchen an Zahl und Größe zu, während das Gerüstwerk größer und wieder weitmaschig wird. Nachdem die Körnchen eine bestimmte Größe erreicht haben, lösen sie sich vom Gerüst ab und liegen frei im Zytoplasma.

Eine Veränderung der Masse des Binnengerüstes in den verschiedenen Stufen ist vorhanden, aber unwesentlich. Seine Masse ist direkt abhängig von der Größe der Sekretion (so nennt NASSONOW die Ausarbeitung der Sekretkörnchen in der Zelle), nicht aber von der Größe der Exkretion (nach NASSONOW die Ausstoßung des Sekretes aus der Zelle).

Stellen wir die Meinungen der letzten drei Forscher über die Rolle des Binnengerüstes bei der Drüsensekretion nebeneinander, so sehen wir, daß CAJAL es für möglich hält, daß Teile des Binnengerüstes sich dem Sekret beimischen, was auch NASSONOW wahrscheinlich ist. SAGUCHI bezeichnet das Gerüstwerk direkt als »secreting material«, nach NASSONOW ist es die Matrix der Sekretkörnchen. Welche Meinung richtig ist und ob schließlich das Binnengerüst vielleicht eine andere Bedeutung hat, darüber kann ich mich auf Grund meiner Veröffentlichungen nicht entscheiden. Ich beschränke mich unter Hinweis auf S. 270 darauf, daß eine Beziehung zwischen der Mächtigkeit des Binnengerüstes und der Größe der Zelltätigkeit besteht, insofern als aktive Zellen ein größeres, passive Zellen ein kleineres Binnengerüst besitzen.

Die chemische Zusammensetzung der Substanz des Binnengerüstes.

Zahlreiche Forscher (CAJAL 1904, 1915, VON BERGEN 1904, SJÖVALL 1905, KOPSCH 1906, WEIGL 1912, HIRSCHLER 1914, KOLATCHEV 1916, COWDRY 1922) haben ihre Gedanken über die chemische Zusammensetzung der Gerüstsubstanz ausgesprochen. Als Grundlage dient das Verhalten des Gerüstes zu den Konservierungsflüssigkeiten und den darauf folgenden Färbungen, ganz besonders aber die Wirkung der Osmiumsäure, auf welche wohl die meisten Urteile aufgebaut sind. Dazu kommt dann noch das Verhalten gegen vitale Färbung und gegen Kaliumhypermanganatlösung.

Nach Ausdehnung der Untersuchungen auf alle Tierklassen und Embryonen hat sich herausgestellt, daß der chemische Aufbau des

Gerüstes Unterschiede zeigt bei verschiedenen Tierarten, verschiedenen Zellarten desselben Organismus, bei Embryonen und erwachsenen Tieren (WEIGL 1912, VON BERENBERG-GOSSLER 1912 u. a.). Dies muß man bedenken und vorsichtig sein bei Verallgemeinerungen. Deshalb beansprucht die folgende Übersicht keine allgemeine Geltung für alle Tierarten und Zellarten.

Nach der Wirkung können die Konservierungsflüssigkeiten in drei Gruppen eingeteilt werden: Die Gerüstsubstanz wird 1. nicht konserviert durch Essigsäure und saure Konservierungsflüssigkeiten, selbst wenn sie Chromsäure oder Chromsalze nebst Osmiumsäure enthalten (z. B. FLEMMINGS und CARNOYS Flüssigkeiten, Pikrinsublimat, saures Formalin), 2. zum Teil konserviert durch Trichloressigsäure und Trichlormilchsäure; Färbung durch Resorzinfuchsin (HOLMGRENS Trophospongienmethode), 3. ganz konserviert und zugleich imprägniert durch 2 %ige Osmiumsäurelösung nach KOPSCH (primäre Osmierung); ganz konserviert durch FLEMMINGS Flüssigkeit ohne oder mit wenig Essigsäure, ALTMANNS Gemisch, CHAMPYS und BENSLEYS Flüssigkeiten, Sublimat-Osmiumsäure, Kaliumbichromat-Formalin nach KOPSCH, neutrales Formalin, und wird in so konserviertem Material imprägniert durch sekundäre Osmierung nach den Modifikationen von SJÖVALL, WEIGL, KOLATCHEV, HIRSCHLER. In diese Gruppe gehören wohl auch das Uran-Formol-Gemisch von CAJAL und das Arsen-Formol-Gemisch von GOLGI mit folgender Silberimprägnation.

Diese Einteilung trifft im allgemeinen zu für das Binnengerüst der somatischen Zellen der Wirbeltiere. Bei Wirbellosen, Wirbeltierembryonen und Geschlechtszellen der Wirbeltiere verwischen sich die Grenzen der drei Gruppen.

Die ersten Autoren, welche sich über die Bestandteile der Gerüstsubstanz äußerten, waren CAJAL (1904) und VON BERGEN (1904).

CAJAL erhielt das Binnengerüst in Ganglienzellen und Epithelzellen Wirbelloser und in Darmepithelzellen neugeborener Meerschweinchen und Katzen durch direkte Behandlung mit Silbernitrat und nachfolgender Reduktion. Er meint, die durch das Silber imprägnierte Substanz wäre wahrscheinlich reich an Albuminoiden oder an Natriumchlorid.

VON BERGEN meint, »die Annahme, daß sie (sc. Gerüstsubstanz) von myelin- oder lezithinartiger Beschaffenheit sei, könnte zu ihrer Eigenschaft, durch Osmium geschwärzt zu werden, und ihrer hypothetischen Eigenschaft, bei der Lösung anzuschwellen und eine Erweiterung des Lumens der Kanälchen zu bewirken, stimmen«.

Sjövall (1905) benutzte ebenfalls die durch das Binnengerüst hervorgerufene Reduktion der Osmiumsäure, um die Substanz zu bestimmen. Er bezeichnet sie als eine myelinogene Substanz, die bei der primären Osmierung nach Kopsch und bei der sekundären Osmierung nach Formalinkonservierung (Modifikation von Sjövall) durch Wasseraufnahme quelle und dann erst die Osmiumsäure reduziere.

Ich (Rauber-Kopsch, 7. Aufl., Abt. I, S. 126) nahm Albumosen oder Peptone an, die ebenfalls Osmiumsäure reduzieren.

Nach Weigl (1912) handelt es sich um Lezithinstoffe, die an andere Substanzen gebunden sind.

Nach Cajal (1915) besteht das vollständig entwickelte Gerüst aus zwei Dingen: aus den Holmgrenschen Kanälchen und deren Inhalt, der ein ungemein leicht veränderliches Gemisch von Lipoiden und Proteïnen ist.

Hirschler (1914, 1917) führt die Reduktion der Osmiumsäure auf den Lipoidgehalt der Gerüstsubstanz zurück, denn sie erfolgt nicht bei Gegenwart von Chromsäure und Chromsalzen.

Gegen die Ansicht, daß Lipoide verantwortlich seien für die Schwarzfärbung des Gerüstes, macht Kolatchev (1916) geltend, daß bei seiner Modifikation sich das Myelin der Nervenfasern und andere Lipoide nur gelbgrün oder grau färben, das Binnengerüst aber schwarz. Dies ist eine sehr bemerkenswerte, der neuen Methode zu verdankende Tatsache, die ich aus eigener Erfahrung bestätigen kann. Ich muß aber hinzufügen, daß die großen Lipoidkugeln der Zellen des Plexus chorioideus sich dunkelbraun färben.

Der von Kolatchev bemerkte Unterschied kann folgendermaßen erklärt werden: Solange ein Zellbestandteil die Chromsäure oder die chromsauren Salze festhält, wird er nicht durch die Osmiumsäure geschwärzt. Zuerst gibt das Binnengerüst die Chromsäure ab, dann die Plastosomen. Zur Entscheidung dieser Frage wird man mit chromfreien Flüssigkeiten konservieren müssen. Aber nicht nur Fette und Lipoide reduzieren die Osmiumsäure, sondern auch gefällte Eiweißkörper (Albumine und Albumosen), ferner die nach dem Absterben in der Zelle entstehenden (Eiweiß-?)Körper, Gerbsäure, die natürlich bei tierischem Material nicht in Betracht kommt, und wahrscheinlich auch anorganische Verbindungen.

Bei Fett- und Lipoidkugeln beschränkt sich die Reduktion der Osmiumsäure nur auf den Bereich der Kugel; anders ist es bei dem Binnengerüst. Dessen Balken sind bei kurzer Osmierung fein und ziemlich glatt, bei längerer Osmierung werden sie erheblich dicker

(vgl. Fig. 32 und 35). Das könnte bedingt sein durch eine Quellung der Gerüstsubstanz, wie sie Sjövall angenommen hat, sie kann aber auch bedingt sein durch fortdauernde Auflagerung und Einlagerung reduzierter Osmiumsäure. Diese kann verursacht sein durch eine mit der Zeit sich mehr und mehr auflösende und in die nähere Umgebung sich ausbreitende Substanz organischer oder auch anorganischer Natur.

Wenn dies der Fall ist, so würde dadurch erklärt werden das Vorhandensein geschlossener Gerüstwerke an imprägnierten Zellen, die bei Betrachtung im lebenden Zustand nur isolierte Stäbchen, kein Gerüstwerk zeigen.

Es ist möglich, daß die Substanz des Gerüstwerkes lipoide Stoffe frei oder gebunden enthalten kann, doch widerspricht dem ihr Verhalten gegen Chrom- oder Kupfer-Hämatoxylinlack. Mit diesen kann man wohl die Plastosomen in blauer Farbe darstellen, das Binnengerüst aber wird höchstens braun.

Die zweite für die Beurteilung der Gerüstsubstanz wichtige Methode ist Holmgrens Trophospongiendarstellung. Durch Trichloressigsäure oder Trichlormilchsäure wird eine Substanz konserviert, die sich mit Resorzinfuchsin stärker färbt als das andere Zytoplasma, die jedoch nicht die Eigenschaft hat, Osmiumsäure zu reduzieren, wie ich auf Grund zahlreicher Versuche sagen kann.

Aus dem Verhalten gegen Osmiumsäure und bei der Trophospongienmethode folgt also, daß das Binnengerüst aus zwei verschiedenen Substanzen aufgebaut ist, einer osmiophilen (O-Substanz) und einer das Trophospongium bildenden (T-Substanz), die in den verschiedenen Zellarten in verschiedenem Verhältnis neben- oder miteinander vorhanden sind, wodurch das verschiedene Verhalten des Gerüstwerkes verschiedener Zellarten, verschiedener Tierarten, der Embryonen und Erwachsenen gegen Imprägnationen, Konservierungen, Färbungen erklärt werden könnte.

Die O-Substanz wird nicht erhalten durch saure Konservierungsflüssigkeiten, die T-Substanz dagegen wird konserviert außer durch Trichloressigsäure und Trichlormilchsäure durch alle Flüssigkeiten, die Chromsäure bzw. chromsaure Salze nebst Osmiumsäure enthalten.

Welcher Art aber diese beiden Substanzen sind, ist zur Zeit nicht bekannt.

Berlin-Wilmersdorf, den 14. Oktober 1925.



Schrifttum.

BALLOWITZ, E., 1900. Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Ein Beitrag zur Organisation der Zelle. Arch. mikr. Anat. 56. Bd., S. 230—291. Taf. IX—XI, 49 Textfig.

BASILE, G., 1914. Sulle modificazioni dell' apparato reticolare interno di Golgi nell' epitelio renale di animali nefrectomizzati. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. 31. Bd., S. 1—9.

BENSLEY, R. R., 1911/12. Studies on the pancreas of the guinea pig. Amer. Journ. Anat. 12. Bd., S. 297—388. 15 Fig.

v. BERENBERG-GOSSLER, HERBERT, 1913. Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am 3. und 4. Bebrütungstage, mit besonderer Berücksichtigung der Kern- und Plasmastrukturen. Arch. mikr. Anat. 81. Bd., Abt. II, S. 24—72. Taf. III.

v. BERGEN, FREDRIK, 1904. Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder (»Netzapparate«, »Saftkanälchen«, »Trophospongien«) im Protoplasma verschiedener Zellenarten. Arch. mikr. Anat. 64. Bd., S. 498—574. Taf. XXIX—XXXI.

BESTA, CARLO, 1910. Sull' apparato reticolare interno (apparato del Golgi) della cellula nervosa. Anat. Anz. 36. Bd., S. 476—486. 1 Tafel.

BIONDI, GIOSUÈ, 1911. Sulla fine struttura dell' epitelio dei plessi coroidei. Arch. Zellforsch. 6. Bd., S. 387—396. 2 Fig. auf Taf. XXI.

BOWEN, R. H., 1924. On a possible relation between the Golgi apparatus and secretory products. Amer. Journ. Anat. 33. Bd.

*BRUGNATELLI, ERNESTO, 1908, Di una fine particolarità di struttura degli epitelii dei tubuli renali. Bollettino Soc. med.-chir. di Pavia.

CAJAL, R., 1904. El aparato tubuliforme del epitelio intestinal de los mamiferos. Trab. Lab. Inv. biol. 3. Bd., S. 35—38. 2 Fig.

CAJAL, S. R., 1908. Les conduits de Golgi-Holmgren du protoplasma nerveux et le réseau péricellulaire de la membrane. Trab. Lab. Inv. biol. 6. Bd., S. 123—135. 6 Fig.

—— 1915. Algunas variaciones fisiológicas y patológicas del aparato reticular de Golgi. Trab. Lab. Inv. biol. 12. Bd., S. 127—227. 55 Fig.

CARLETON, H. M., 1919. Note on Cajals Formalin-Silver Nitrate Impregnation Method for the Golgi Apparatus. Journ. Roy. micr. Soc. S. 321—328. 3 Fig.

COLLIN, REMY, et LUCIEN, MAURICE, 1909. Observations sur le réseau interne de Golgi dans les cellules nerveuses des mammifères. C. r. assoc. anat. Nancy S. 238—244.

CORTI, ALFREDO, 1924. Studi di morfologia cellulare. Lacunoma — Apparato interno del Golgi (Trofospongio) — Condrioma — Idiosoma. Richerche di Morfologia Vol. IV., Rom., S. 313—422. Taf. X, XI, 8 Textfig.

Cowdry, E. V., 1913. The relations of mitochondria and other cytoplasmic constituents in spinal ganglion cells of the pigeon. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys., 29. Bd., S. 473—504. Taf. XV—XXII.

— 1922. The reticular material as an indicator of physiologic reversal in secretory polarity in the thyroid cells of the guinea-pig. Amer. Journ. Anat. 30. Bd., S. 25—37. 2 Taf.

Da Fano, 1922. On Golgi's internal apparatus in different physiological conditions of the mammary Gland. Journ. of Physiol. 56. Bd., S. 459—476. 14 Fig.

D'Agata, G., 1910. Sur les modifications de l'appareil réticulaire interne dans l'epithélium de la muqueuse gastrique. Arch. ital. Biol. 54. Bd., S. 425—428. 1 Taf.

Deineka, D., 1912. Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel- und Bindegewebszellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. Anat. Anz. 41. Bd., S. 289—309. 12 Fig.

Duesberg, J., 1914. Trophospongien und Golgischer Binnenapparat. Verh. anat. Ges. Innsbruck, S. 11—80.

Fischer, Alfred, 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.

Fuchs-Wolfring, Sophie, 1898. Über den feineren Bau der Drüsen des Kehlkopfes und der Luftröhre. Arch. mikr. Anat. 52. Bd., S. 735—761. Taf. XXXI.

Golgi, C., 1898. Sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Arch. ital. Biol. 30. Bd., S. 278—286. 1 Taf.

— 1899. De nouveau sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Arch. ital. Biol. 31. Bd., S. 273—280. 1 Taf.

— 1900. Über die feinere Struktur der Zellen mancher Drüsen bei den Säugetieren. Verh. anat. Ges. Pavia, S. 178—181. (Beobachtungen von A. Negri, stud. med.)

— 1909. Di una minuta particolarità di struttura dell' epitelio della mucosa gastrica ed intestinale di alcuni vertebrati. Arch. Sc. med. 33. Bd., S. 1—36. Taf. I, II.

Heidenhain, Martin, 1907. Plasma und Zelle. Jena, G. Fischer. I.

Hirschler, Jan., 1914. Über Plasmastrukturen (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Tunikaten-, Spongien- und Protozoenzellen. Anat. Anz. 47. Bd., S. 289—311. 3 Fig. u. 1 Taf.

— 1917. Über die Plasmakomponenten (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) der weiblichen Geschlechtszellen (zytologische Untersuchungen am Aszidien-Ovarium). Arch. mikr. Anat. 89. Bd., Abt. II., S. 1—58. Taf. I—IV.

Holmgren, Emil, 1899. Weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen. Anat. Anz. 16. Bd., S. 388—397. 13 Fig.

— 1900. Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte, 15. Bd., S. 1—89. Taf. I—XIV, 2 Textfig.

— 1902. Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. Anat. Hefte 18. Bd., S. 267—326. Taf. XVII—XXVI, 4 Textfig.

Holmgren, Emil, 1902. Über die »Trophospongien« der Darmepithelzellen usw. Anat. Anz. 21. Bd., S. 477—484. 4 Fig.

—— 1902. Einige Worte über das »Trophospongium« verschiedener Zellarten. Anat. Anz. 20. Bd., S. 433—440. 8 Fig.

—— 1904. Über die Trophospongien zentraler Nervenzellen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., S. 15—32. Taf. IV—VI.

—— 1904. Beiträge zur Morphologie der Zelle. II. Verschiedene Zellarten. Anat. Hefte 25. Bd., S. 97—208. Taf. 4—17 u. 18 Textfig.

—— 1914. Trophospongium und Apparato reticolare der spinalen Ganglienzellen. Anat. Anz. 46. Bd., S. 127—138. 9 Fig.

Jaworowski, Miecislas, 1902. »Apparato reticolare« von Golgi in Spinalganglienzellen der niederen Wirbeltiere. Anz. Akad. Wiss. Krakau, S. 403—413. Taf. XXXIII.

Kolatchev, A., 1916. Recherches cytologiques sur les cellules nerveuses des Mollusques. Arch. russes d'Anat., d'Hist., d'Emb. 1. Bd., S. 383—423. Taf. XXII—XXIV.

Kolmer, Walter, 1916. Über einige durch Ramon y Cajals Uran-Silbermethode darstellbare Strukturen und deren Bedeutung. Anat. Anz. 48. Bd., S. 506—519, 529—540. 20 Fig.

Kolster, Rud., 1913. Über die durch Golgis Arsenik- und Cajals Urannitrat-Silbermethode darstellbaren Zellstrukturen. Verh. anat. Ges. Greifswald, S. 124—132.

Kopsch, Fr., 1902. Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittels Osmiumsäure. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, S. 929—935. 1 Fig.

—— 1925. Das Binnengerüst, Endopegma, in den Zellen der Tränendrüse des Menschen und der Epidermis der Zyklostomen. Ztschr. Anat. u. Entwicklungsgesch. 76. Bd., S. 142—158.

Legendre, R., 1910. Recherches sur le réseau interne de Golgi des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Anat. Anz. 36. Bd., S. 207—217. 6 Fig.

Misch, Julius, 1903. Das Binnennetz der spinalen Ganglienzellen bei verschiedenen Wirbeltieren. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. 20. Bd. S. 329—414. 13 Fig.

Nassonow, D. N., 1923. Das Golgische Binnennetz und seine Beziehungen zu der Sekretion. Untersuchungen über einige Amphibiendrüsen. Arch. mikr. Anat. 97. Bd., S. 136—186. Taf. X—XII.

Nassonow, Dimitry, 1924. Das Golgische Binnennetz und seine Beziehungen zu der Sekretion (Fortsetzung). Morphologische und experimentelle Untersuchungen an einigen Säugetierdrüsen. Arch. mikr. Anat. 100. Bd., S. 433—472. Taf. II—IV.

—— 1924. Der Exkretionsapparat (kontraktile Vakuole) der Protozoa als Homologon des Golgischen Apparates der Metazoazellen. Arch. mikr. Anat. 103. Bd., S. 437—482. Taf. I—III, 2 Textfig.

Nemiloff, Anton, 1908. Beobachtungen über die Nervenelemente bei Ganoiden und Knochenfischen. Teil I. Der Bau der Nervenzellen. Arch. mikr. Anat. 72. Bd., S. 1—46. Taf. I, II u. 7 Textfig.

OPPENHEIM, HANS, 1912. Die Nervenzelle, ihr feinerer Bau und seine Bedeutung. Anat. Anzeiger. 41. Bd., S. 241—251, 271—287. 3 Fig.

PELLIZZI, BATT., 1911. Experimentelle histologische Untersuchungen über die Plexus chorioidei (Adergeflechte). Fol. neurobiol. 5. Bd., S. 305—341. Taf. VIII, IX.

PERRONCITO, A., 1910. Contributo allo studio della biologia cellulare (Mitocondri, Cromidii e Apparato reticolore interno nelle cellule spermatiche). Arch. ital. Biol. 54. Bd., S. 307—345. 3 Taf.

—— 1911. Beiträge zur Biologie der Zelle (Mitochondrien, Chromidien, Golgisches Binnennetz in den Samenzellen), Selbstreferat. Arch. mikr. Anat. 77. Bd., S. 311—321. 6 Fig.

PETTIT, AUGUSTE, et GIRARD, JOSEPH, 1902/03. Sur la fonction sécrétoire et la morphologie des plexus choroïdes des ventricules latéraux du système nerveux central. Arch. d'Anat. micr. 5. Bd., S. 213—264. Taf. X, 6 Textfig.

PLATNER, GUSTAV, 1885. Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. mikr. Anat. 25. Bd., S. 564—581. Taf. XXIII.

POLUSZYNSKI, G., 1911. Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Krustazeen. Bull. Acad. Sc. Cracovic, S. 104—145. Taf. IV.

RAMOND, F., et HIRSCHBERG, A., 1923. A propos de l'imprégnation argentique de la muqueuse gastrique. Bull. et Mém. Soc. anat. Paris 93. Jahrg., S. 584—587. 6 Fig.

RETZIUS, GUSTAF, 1900. Weiteres zur Frage von den freien Nervenendigungen und anderen Strukturverhältnissen in den Spinalganglien. Biologische Untersuchungen, N. F., Bd. 9, S. 69—76. Taf. XIII—XV.

SAGUCHI, S., 1919/20. Studies on the glandular cells of the frog's pancreas. Amer. Journ. Anat. 26. Bd., S. 347—421. 5 Taf.

SJÖVALL, EINAR, 1905. Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Anat. Hefte 30. Bd., S. 259—391. Taf. XIII—XVII.

v. SMIRNOW, A. E., 1902. Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo. Arch. mikr. Anat. 59. Bd., S. 459—470. Taf. XXV.

SOUKHANOFF, SERGE, 1901. Réseau endocellulaire de Golgi dans les éléments nerveux des ganglions spinaux. Revue neurologique 1901.

—— 1902. Sur le réseau endocellulaire de Golgi dans les éléments nerveux en général et dans les cellules nerveuses des ganglions sympathiques en particulier. Journ. d. Neurologie.

—— 1904. Contribution à l'étude du réseau endocellulaire dans les éléments nerveux des ganglions spinaux (par le procédé de Kopsch). Le Névraxe T. 6.

TADDEI, CELSO, 1910. Sull' apparato reticolare interno di Golgi negli elementi epiteliali della prostata ipertrofica. Lo Sperimentale 64. Jahrg., S. 434—438.



VERATTI, EMIL, 1899. Über die feinere Struktur der Ganglienzellen des Sympathicus. Anat. Anz. 15. Bd., S. 190—195. 1 Fig.

VERSON, SAVERIO, 1908. Contributo allo studio delle cellule giganti tubercolari e di altri elementi cellulari normali e patologici. Arch. Science med. 32. Bd., S. 489—496. Taf. X.

WEED, LEWIS, H., 1924. The effects of hypotonic solutions upon the cell-morphology of the choroid plexuses and central nervous system. Amer. Journ. Anat. 32. Bd., S. 253—276.

WEIGL, R., 1911. Über den Golgi-Kopschschen Apparat in den Epithelzellen des Darmes von Wirbeltieren und über sein Verhältnis zu anderen Strukturen. Festschrift für J. Nusbaum, Lemberg, S. 267—289. 1 Taf. [Polnisch.]

—— 1912. Vergleichend-zytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bull. Acad. Sc. Cracovic S. 417—448. Taf. XV.

*(Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin.
Vorstand: Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Fick.)*

Die markhaltigen Faserzüge im Vorderhirn von Cryptobranchus japonicus.

Von

Dr. Anton Benzon,
Zagreb.

Mit 21 Textfiguren.

(Eingegangen am 25. Juni 1925.)

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde im Sommer- und Wintersemester 1924 in der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin gemacht. Herr Prof. Dr. PAUL RÖTHIG stellte mir eine sagittal und frontal geschnittene, nach der WEIGERTschen Methode gefärbte Serie von Cryptobranchus japonicus zur Verfügung. In erster Linie galt die Untersuchung den markhaltigen Faserzügen des Vorderhirns.

Außerdem wurden zwei Wachsplattenmodelle hergestellt, und zwar ein Modell der ganzen sagittal geschnittenen Serie und ein Modell vom Vorderhirn der frontalen Serie, anschließend an das von RÖTHIG angefertigte und schon beschriebene Modell (1923, S. 628).

Um eine plastische Vorstellung der Innenräume des ganzen Gehirnes zu bekommen, wurde eine Rekonstruktion derselben nach der üblichen Weise der Wachsplattenmodellierung vorgenommen.

Das aus der frontalen Serie hergestellte Modell ist wiedergegeben in den drei von mir gezeichneten plastischen Aquarellbildern (Fig. 17 bis 19 S. 311, 312), und zwar von der dorsalen, ventralen und lateralen Seite. In die Figuren wurden die Ventrikelräume nach dem Modell der Hohlräume eingezeichnet. Dazu fügte ich die markhaltigen Faserzüge des Vorderhirns, wie sie sich mir aus meiner Untersuchung ergaben, und diejenigen des Zwischenhirns unter Zugrundelegung der Arbeit von P. RÖTHIG (1924).

Das Modell der Ventrikelräume des Vorderhirns zeichnete ich ebenfalls in den drei Figuren (Fig. 12—14 S. 306—308) und zwar von der dorsalen, von der dorsolateralen und der lateralen Seite.

Die Ventrikelräume des Zwischen- und Mittelhirns sind wiedergegeben in einer dorsalen und einer lateralen Figur (Fig. 15 und 16 S. 309, 310).

Bei den von mir angefertigten mikroskopischen Zeichnungen sind nur die Zellen und die markhaltigen Fasern dargestellt (Fig. 1—11).

Die Zahlen bei den Figuren bezeichnen Objektträger, Schnittreihe und Schnitt.

Bevor ich mit der Beschreibung anfange, danke ich an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. PAUL RÖTHIG für seinen vielfachen Rat und seine Hilfe, ebenso Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. R. FICK für die Erlaubnis in seinem Institut arbeiten zu dürfen und für das rege Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte.

Meine Arbeit beschreibt:

1. Die äußere Form[1].
2. Die Ventrikelräume.
3. Die markhaltigen Faserzüge.

1. Äußere Form.

Das Vorderhirn von Cryptobranchus japonicus zeigt einen längsgezogenen Lobus hemisphaericus (Fig. 17 und 18 *L.H.* S. 311), welcher in einen Bulbus olfactorius und Lobus olfactorius zerfällt. Eine scharfe Grenze ist an der äußeren Fläche nicht vorhanden (ebenso BINDEWALD, 1914). Als Bestandteile des Bulbus olfactorius (Fig. 17 und 18 *B. olf.*) legen sich seiner lateralen Seite die Nn. olfactorii an. Sie umfassen fächerförmig die Formatio bulbaris von der ventrolateralen Seite. Dabei teilen sie sich in mehrere, teilweise gut abgetrennte Bündel (Fig. 17, 18, 19 *Nn. olf.* S. 311, 312). Die dorsale von den Nervenbündeln freigebliebene Fläche der Formatio bulbaris wölbt sich stark vor, so daß zwischen ihr und der übrigen Bulbusfläche eine prägnante Furche (Fig. 17 *s.* S. 311) entsteht. Die Furche verläuft von vorne medial nach hinten lateral und setzt sich an der lateralen Seite des Lobus hemisphaericus in absteigender Richtung fort. Im weiteren Verlauf greift sie auf die ventrale Seite über und kenn-

[1] Erwähnenswert ist mir eine von der letzteren HERRICKschen Arbeiten: The amphibian fore brain 1. Amblystoma, worin er ebenso auf Grund von Wachsplattenmodellen eine Beschreibung der Morphologie des Vorderhirns von Amblystoma punctatum und tigrinum gibt.



zeichnet auf diese Weise das Verbreitungsgebiet der Olfactoriusbündel (Fig. 18 und 19*s*. S. 311, 312).

Von den Flächen des Lobus olfactorius ist die dorsale längsoval, nach vorne ohne scharfe Grenze in die dorsale Bulbusfläche übergehend. Ihr vorderes Ende bildet der vordere Pol, nach hinten endet sie mit dem hinteren Pol. Wichtig erscheint die laterale Fläche des Lobus olfactorius wegen einer gut ausgeprägten Furche (Fig. 7, 19*l.s.*), die der Striatumvorwölbung an der Ventrikelseite entspricht.

Beide Lobi olfactorii haben eine nach hinten divergierende Richtung. Zwischen den beiden voneinander weichenden Lobi olfactorii ist die Paraphysisformation eingekeilt (Fig. 18 *P*. S. 311).

2. Ventrikelräume.

Vorderhirn.

Die Rekonstruierung der Ventrikelhohlräume ergab ein Modell, dessen Flächen einen genauen Abdruck von Ventrikelflächen der Hirnwand darstellen. Damit ist die Möglichkeit gegeben, die Zusammensetzung der verschiedenen Hirnteile richtig aufzufassen und den Verlauf der Furchen, die am Modell als Kanten auftreten, festzustellen. Das gilt bei Cryptobranchus japonicus besonders für die Feststellung der Grenze zwischen Bulbus und Lobus olfactorius und weiter für die Annahme der Selbständigkeit der Septumgegend als eines besonderen Teiles des Vorderhirnes.

Das vordere Ende des Ventriculus bulbaris ist spitz. Seine mediale Begrenzung macht eine kleine Fläche (Fig. 13 S. 307), deren hintere Grenze bald durch eine vertikale Erhebung (Fig. 13 S. 307) gegeben wird. Die Erhebung steigt von der dorso-medialen Ventrikelkante herab und ist als medio-kaudale hintere Grenze des Bulbus olfactorius aufzufassen. Die genannte Erhebung entspricht in Wirklichkeit einer Einbuchtung der Hirnwand, für die Bindewald (1914, S. 12) den Namen Recessus medio-caudalis vorgeschlagen hat. Die Einbuchtung kommt lediglich infolge der starken Entwicklung der Primordiumfläche zustande und gibt wenigstens bei Cryptobranchus japonicus nicht den Eindruck eines Recessus.

Hinter der erwähnten Erhebung findet eine bedeutende Erweiterung der medialen Ventrikelfläche von Lobus olfactorius statt. Oben wird sie begrenzt durch eine scharfe nicht ganz horizontal liegende Kante (Fig. 13 S. 307), die an der Hirnwand einer Furche gleich nach hinten zieht und kaudal den hinteren Pol erreicht. Die ventrale

Grenze der ganzen medialen Fläche (Fig. 13 und 14 S. 307, 308) ist ebenfalls scharf kantig. Sie verliert sich in ihrem kaudalen Verlauf am Foramen Monroi.

Entsprechend den drei verschiedenen Teilen der medialen Hirnwand und zwar: dem Primordium, dem Septum und dem ventromedialen Teil zeigt die ganze mediale Fläche eine obere, breite, dorsale Abteilung, die dem Primordium gleich ist und eine ventrale Abteilung als Abdruck des ventromedialen Teiles der Hirnwand. Zwischen den

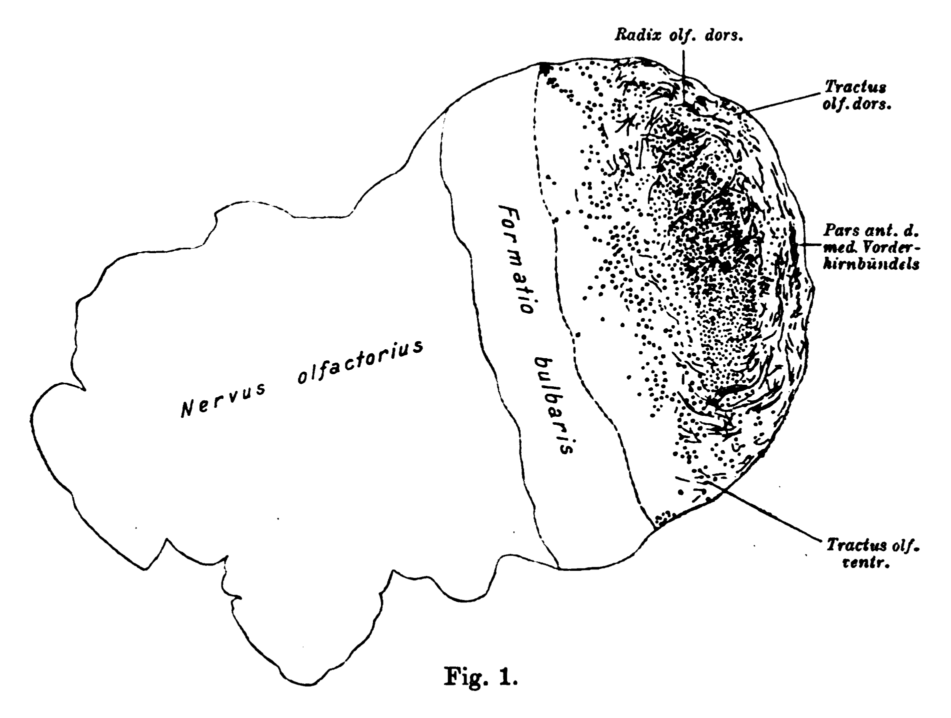


Fig. 1.

beiden Abteilungen ist die Septumfläche (Fig. 13 S. 307) eingeschaltet und durch zwei gut entwickelte Kanten von den anderen abgrenzbar. Ihre obere Kante entspricht dem Sulcus limitans hippocampi der Hirnwand und reicht bis zum Foramen Monroi, wo auch die septale Fläche verschwindet. Die von P. Röthig aufgestellte Anschauung, daß die Septumgegend als ein besonderer Teil der Hirnwand zu betrachten ist (1912, S. 18, Anm. 1), wird unterstützt durch den gut ausgebildeten Flächenabdruck der Septumgegend. Ebenso scheint es, daß Herrick (1921, S. 216) dieser Anschauung näher getreten ist.

Die laterale Fläche des Ventriculus bulbaris beginnt an der vorderen Spitze schmal. Nach hinten ist sie allmählich breiter, mehr

lateralwärts geschoben (Fig. 14, S. 308) und begrenzt durch zwei Kanten, die im Anfang divergieren, dann wieder konvergieren und mit einer Erhebung zusammenfließen. Die Erhebung am Wachsmodell ist der Abklatsch der leichten Vertiefung, für die BINDEWALD (1914, S. 12) den Namen Recessus latero-frontalis des Lobus olfactorius nahm und weiter schrieb: »so können wir die Grenze zwischen dem Lobus olfactorius und dem Lobus hemisphaericus wenigstens in den Ventrikel-

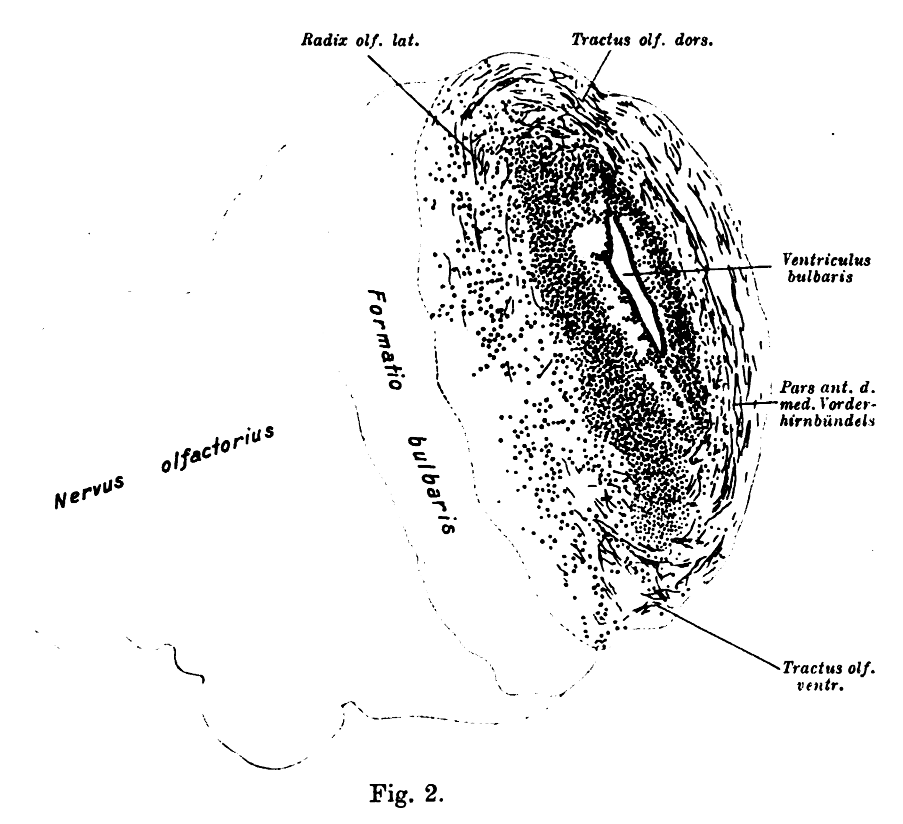


Fig. 2.

wänden feststellen.« Die genannte Grenze stimmt vollkommen auch bei Cryptobranchus japonicus, wie das ausgezeichnet sichtbar wird, wenn man das Ventrikelmodell mit dem Hirnmodell vergleicht. Die Bezeichnungen Recessus medio-caudalis und fronto-lateralis finden sich ebenso bei KUHLENBECK (1920—21, S. 465), was ich aus schon erwähntem Grunde bei Cryptobranchus jap. nicht annehmen kann.

In der weiter kaudal gelegenen lateralen Fläche, die zum Lobus olfactorius gehört, fällt eine etwas horizontal verlaufende Kante auf (Fig. 14, S. 308), welche dem Sulcus endorhinalis (KAPPERS) entspricht.

Sie teilt die laterale Ventrikelfläche von Lobus olfactorius in ein dorsolateral und ein ventrolateral liegendes Areal. Das ventrolaterale Areal des Modelles liegt dem Striatumgebiet der Hirnwand an. Es ist etwas vertieft und trägt in seinem dorsokaudalen Ende eine durch Epistriatumausbildung hervorgerufene Grube. Die dorsolaterale Fläche dehnt sich kaudal bis zum hinteren Pol aus.

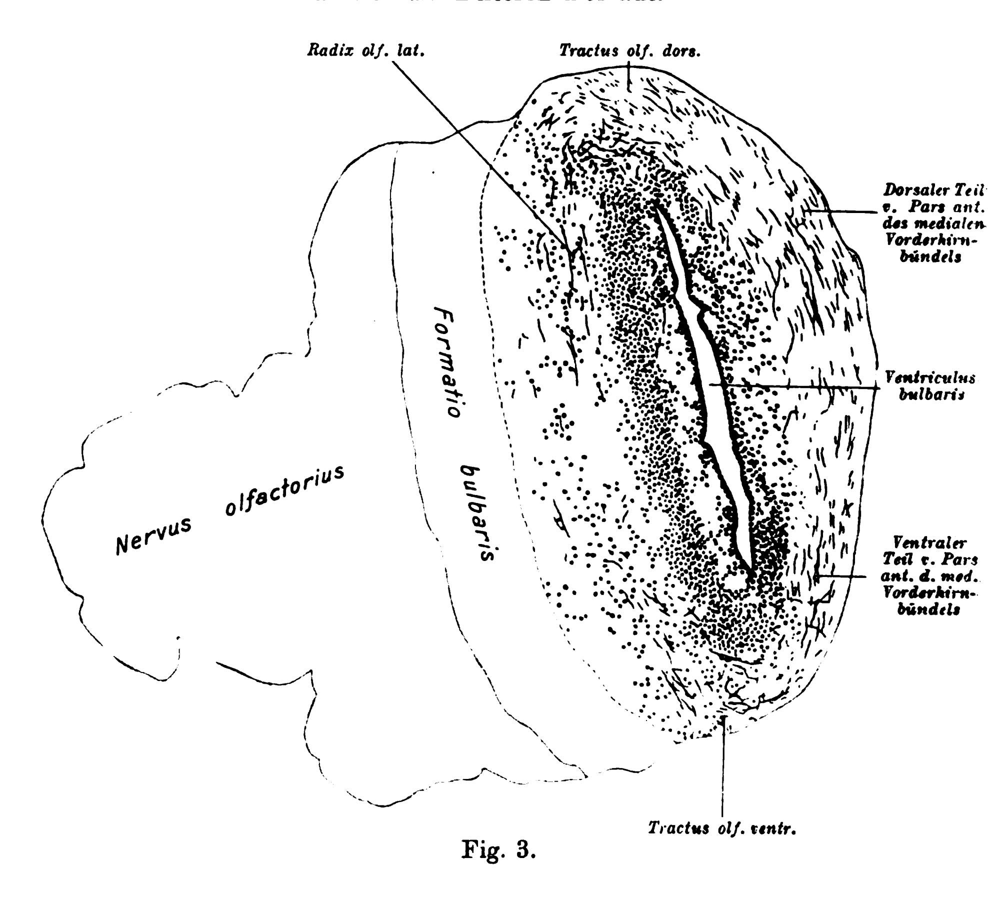


Fig. 3.

Zwischen den beiden dorsalen frontokaudal ziehenden Kanten liegt die dorsale Fläche (Fig. 13 und 12, S. 306, 307). Sie entspricht dem Dach des Ventrikels und beginnt vorne schmal im Gebiet des Bulbus olfactorius. An der Grenze von Bulbus und Lobus olfactorius wird sie plötzlich breit, um dann während ihrer kaudalen Ausdehnung bis zum hinteren Pol langsam schmäler zu werden.

Hier füge ich noch an eine kurze Beschreibung des Ventrikelmodelles vom

Zwischenhirn,

das wegen der gut rekonstruierten Thalamusfurchen wichtig erscheint. Die von P. Röthig (1923, S. 628) beschriebenen Furchen im Zwischenhirn von verschiedenen Amphibien kommen an meinem Modell als Erhebungen oder Kanten sehr gut zum Ausdruck. Vor allem sieht man als Grenze zwischen dem Epithalamus und dorsalen Thalamus eine horizontal verlaufende Erhebung (Fig. 15 und 16, S. 309, 310). Vorne bildet sie einen Bogen und teilt sich in zwei Arme, welche die Pars subhabenularis der Ventrikelwand umfassen. Röthig beschreibt ebenso einen Sulcus dorsalis thalami, der der obigen Erhebung gleich ist.

Noch besser ausgeprägt ist die mittlere Erhebung als Grenze zwischen dem dorsalen und ventralen Thalamus. Sie entspricht dem Sulcus medialis thalami und entsteht vorn am hinteren Rande der von der Eminentia thalami verursachten Grube. Eine kurze Strecke verläuft sie horizontal und kaudal. Dann biegt sie um und steigt in einem leichten Bogen nach dorsalwärts. Die vordere Gabelung der Erhebung kommt durch den kaudalen Abfall der Eminentia thalami zustande (Fig. 15, S. 309).

Die dritte Erhebung liegt zwischen dem ventralen Thalamus und Hypothalamus; sie beginnt unter der Eminentia thalami und zieht S-förmig gegen das Infundibulum. In der Gegend des Anfangs des Infundibulums ist sie mehr verstrichen, so daß ein direkter Zusammenhang mit der Kante zwischen dem dorsalen und ventralen Hypothalamus nicht vorhanden ist. Die S-förmige Erhebung ist ein präziser Abdruck des Sulcus ventralis thalami der Hirnwand (Fig. 15). Nach Röthig (1923, S. 641) schien die Furche zwischen Pars dorsalis und ventralis hypothalami mit dem Sulcus ventralis thalami zusammenzuhängen. Das Modell des Ventrikelhohlraumes spricht nach meiner Meinung gegen einen solchen Zusammenhang.

3. Markhaltige Faserzüge.

Bulbus olfactorius.

Bei der Durchmusterung der Frontalserie in kaudo-ventraler Richtung treten frontal markhaltige Fasern frühzeitig auf. Ihre Ursprungsstätte liegt in der tiefliegenden Zellgruppe des Bulbus olfactorius, welche nach hinten in die den Ventriculus bulbaris umgebenden Zellen übergeht. Im Anfang sind sie einzeln angeordnet, wobei ihr Verlauf dorsalwärts geht. Bald aber schmelzen die einzelnen Fasern zu stärkeren Faserbündeln zusammen, die an den

weiter kaudal gelegenen Schnitten ein größeres Areal in Anspruch nehmen. Derselbe Verlauf und Ursprung vereinigt sie zu einer gemeinsamen Wurzel, die aus mehreren Wurzelbündeln besteht und an der dorsalen Wand nach hinten umbiegt, so daß hier quergetroffene Fasern als Durchschnittspunkte erscheinen (Fig. 1, *2—4—4*). Auf

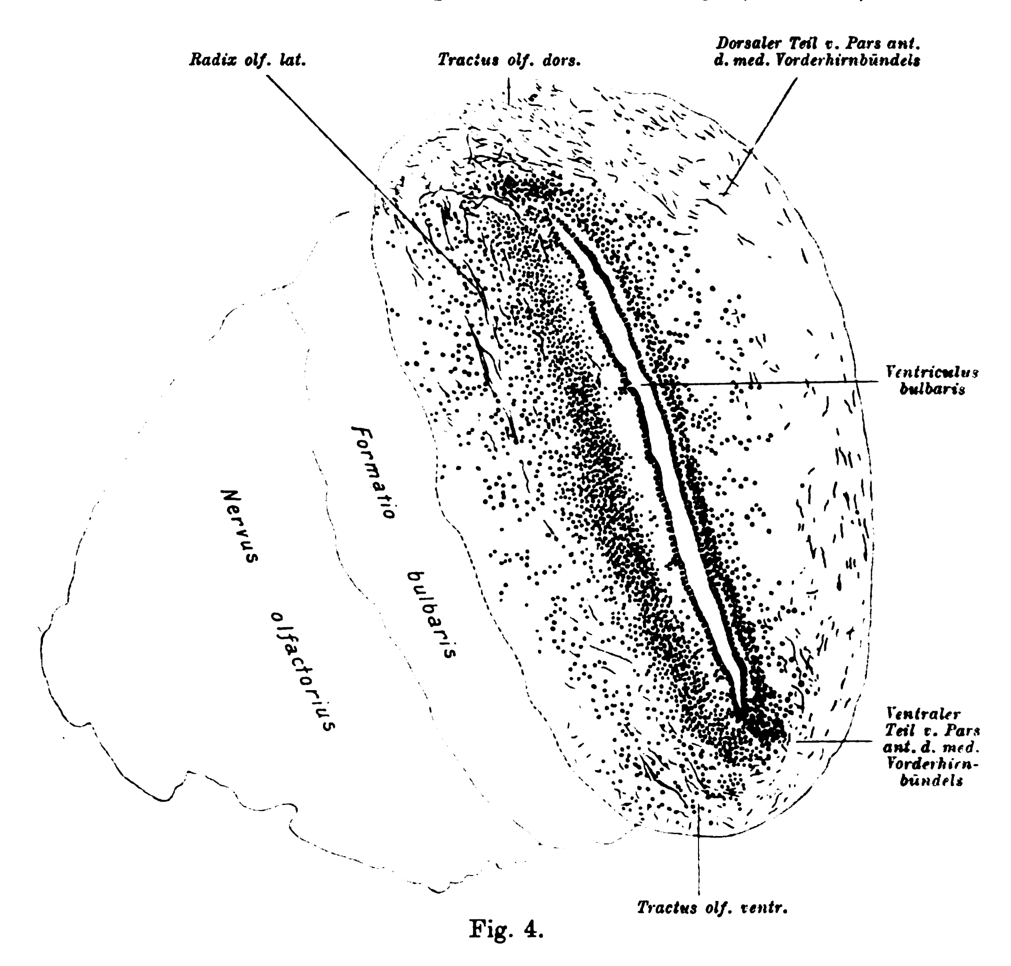


Fig. 4.

diese Weise entsteht eine Radix olfactoria dorsalis, die den Anfangsteil des starken nach kaudal verlaufenden Längszuges Tractus olfactorius dorsalis darstellt. Röthig (1911, S. 9) beschreibt eine analoge Wurzel bei Siren lacertina. Der Herricksche (1910, S. 422) Tractus olfact. dorsolateralis bei Amblystoma und der von Kappers (1921, S. 1005) erwähnte Tractus olfact. lateralis, allerdings nur mit seinem dorsalen Teil, entsprechen dem Tractus olfact. dorsalis von Crypto-

branchus japonicus. Ihm fließen aus den lateralen Teilen des Bulbus olfactorius, und zwar besonders ausgeprägt, nach Auftreten des Ventriculus bulbaris, neue Fasermassen zu (Fig. 2, *3—1—3*). Sie biegen an der dorsolateralen Ecke des Bulbus olfactorius in das Areal des

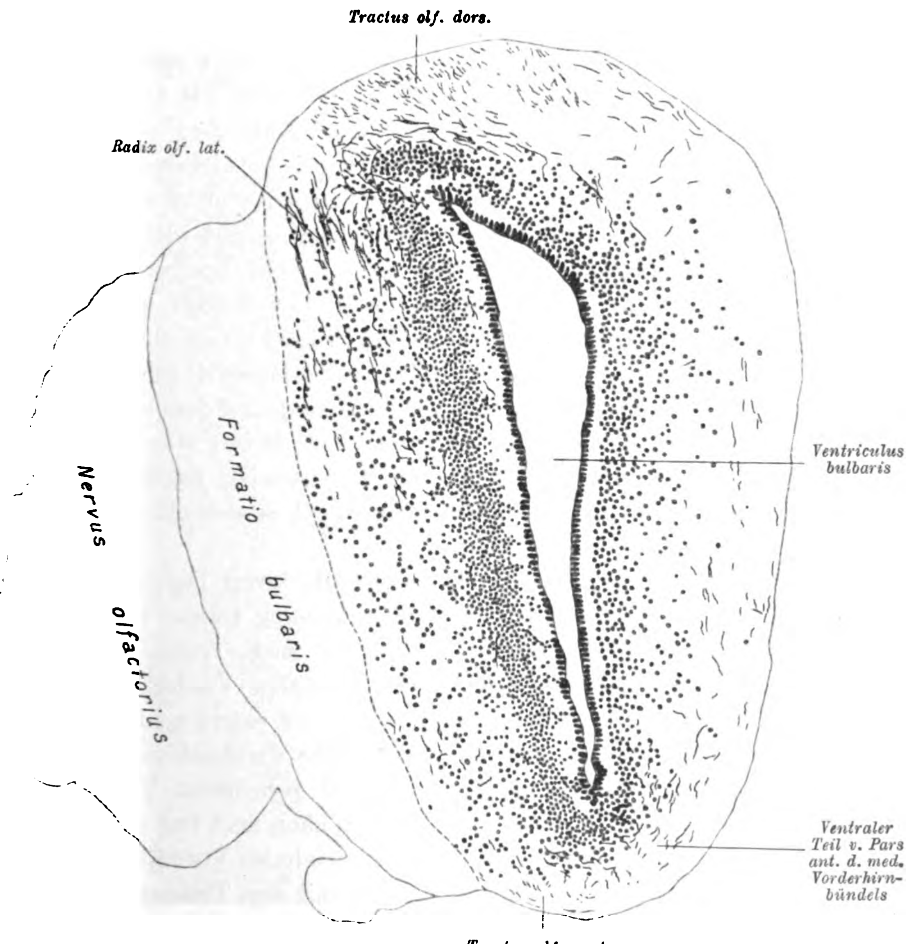


Fig. 5.

Tractus olfactorius dorsalis um. Auf diese Weise erhält er seine zweite laterale Wurzel (Röthig bei Siren, 1911, S. 10). Hierdurch wird sein Areal lateralwärts immer mehr vergrößert und kommt allmählich dorsolateral zu liegen. Während der Tractus olfactorius dorsalis durch die geschilderte Zunahme frischer Fasern an seiner lateralen Seite dauernd verstärkt wird, splittern seine tiefer liegen-

den Fasern an den dorsolateralen Zellen auf (Fig. 1, *2—4—4*, Fig. 2, *3—1—3*, Fig. 3, *3—2—1*).

Das ventrale Areal des Bulbus olfactorius besitzt am wenigsten markhaltige Fasern. Sie rühren aus den ventrolateralen Zellen her. Ihr Verlauf ist kurz. Dieses ganze so entstandene Faserareal ist der Tractus olfactorius ventralis, der sich hinten an der ventralen Fläche im vorderen Gebiet des medialen Vorderhirnbündels verliert (Fig. 1 bis 5, *3—4—4*). Ähnlich findet Röthig (1911, S. 10) bei Siren lacertina einen Tractns olfactorius ventralis. Außerdem sah er Verbindungsfasern zwischen dem, bei Siren gut entwickelten Bulbulus accessorius und Striatum, was bei Cryptobranchus nicht der Fall ist, da man von einem besonderen Bulbulus accessorius nicht sprechen kann. Bei Herrick (1910, S. 422) verläuft sein Tractus olfactorius ventro-lateralis aus dem kaudalen Ende von Bulbus olfact. (entsprechend dem Bulbulus accessorius bei Frosch) bis zu einer Zellverdickung am kaudalen Ende der Pars ventro-lateralis gegenüber der Commissura anterior. Die Zellverdickung entspricht dem sogenannten Corpus striatum bei Frosch. Diese Ansicht ändert Herrick (1921, S. 242) insoweit, daß der Tractus olfact. ventro-lat. von Amblystoma nicht, wie beim Frosch, sein Ursprungsgebiet ausschließlich auf den Bulbulus accessorius beschränkt.

In der medialen Fläche des Bulbus olfactorius liegen zahlreiche Fasern, die frontal frühzeitig in die Erscheinung treten, kaudalwärts an Zahl immer größer werden und einen medio-ventralen Verlauf haben. Es ist dies der Anfang des medialen Vorderhirnbündels, dessen Stamm als kaudaler Längszug an der ventro-medialen Ecke liegt. Ein Teil der die mediale Bulbusfläche durchziehenden Fasern schließt sich dorsalwärts in kurzem kaudal gerichteten Verlauf dem Tractus olfactorius dorsalis an. Insofern kann man von einer Scheidung im Faserareal der Pars anterior des medialen Vorderhirnbündels sprechen, indem man die oben erwähnten, mit dem Tractus olfactorius dorsalis kaudalwärts ziehenden Fasern, als Pars dorsalis des medialen Vorderhirnbündels, der in kaudaler Richtung ventral verlaufenden Hauptmasse des medialen Vorderhirnbündels gegenüberstellt. Das Auftreten der Pars dorsalis des medialen Vorderhirnbündels erfolgt ungefähr in der Höhe des Überganges von Bulbus olfactorius in Lobus olfactorius (Fig. 4, *3—3—2*). Das Vorkommen der Teilung des medialen Vorderhirnbündels wird schon von Röthig[1] bei Siren

[1] Vgl. für die Pars ant. des medialen Vorderhirnbündels auch die literarischen Bemerkungen von Röthig 1911 (Siren) S. 16, Anm. 6 u. (Necturus) S. 51.

(1911, S. 11 und 12) und bei Necturus (1911, S. 51, Fig. 15) beschrieben. Herrick (1910, S. 421, 422) teilt bei Amblystoma ebenso

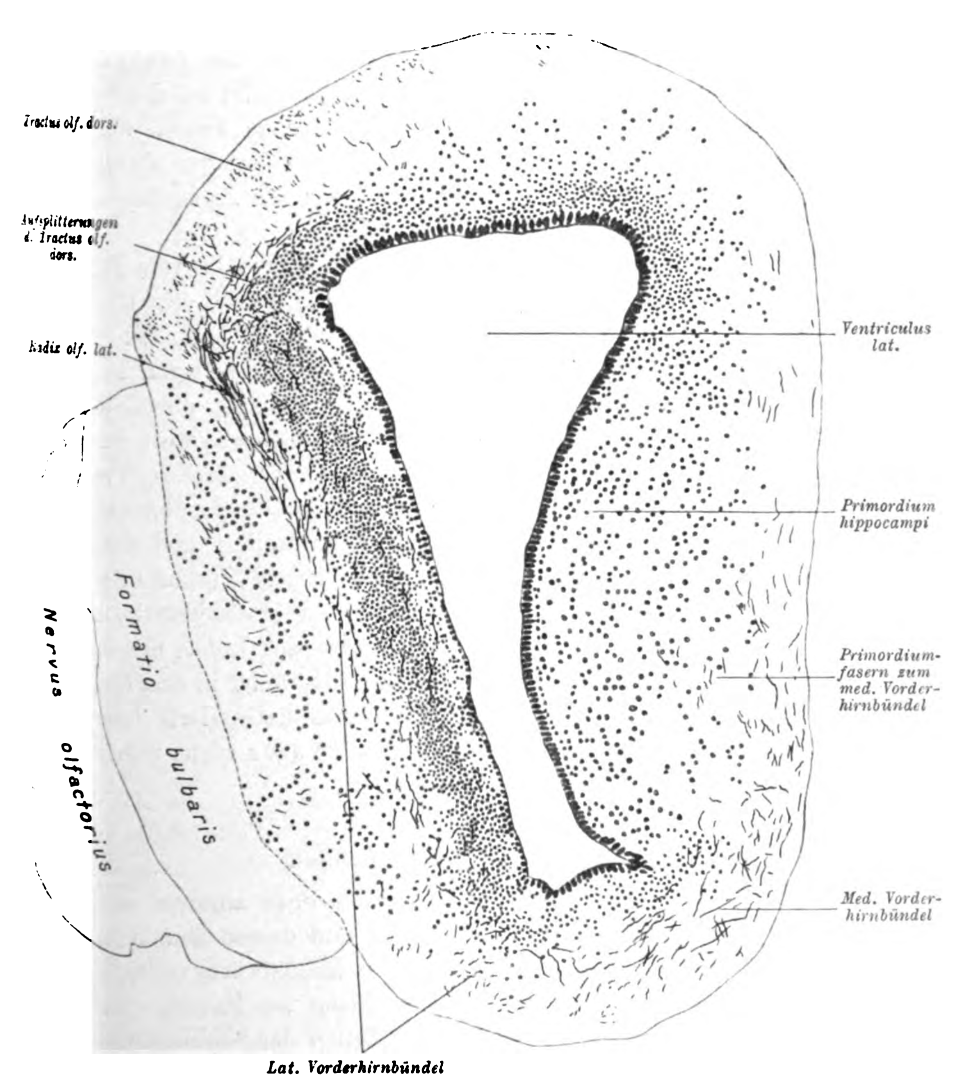


Fig. 6.

den Tractus olfactorius medialis in einen ventralen und einen dorsalen Teil. Der Tractus olfactorius medialis von Kappers (Rana mugiens, 1921, S. 1004) zieht im Septum und splittert in der Area praecommissuralis septi und im Primordium hippocampi auf.

Lobus olfactorius.

Der oben erwähnte Tractus olfactorius dorsalis, der vom Bulbus olfactorius durch den Lobus olfactorius verläuft, bekommt während seines ganzen Verlaufes auch aus den Seitenteilen des Lobus olfactorius dauernd einen starken Faserzuwachs, bzw. gibt an die Seitenteile des Lobus olfactorius dauernd aufsplitternde Fasern ab. So kommt in dem dorsolateralen Gebiet des Lobus olfactorius ein starkes Fasergewirr zustande, in das von ventral her die Aufsplitterungen des lateralen Vorderhirnbündels übergehen.

Diese Fasermasse des Tractus olfactorius dorsalis vom Bulbus olfactorius in die Seitenteile des Lobus olfactorius stellt eine Radiatio bulbo-corticalis oder bulbo-lobaris dar (Röthig 1911, S. 11). Vorübergehend (Fig. 6, *4—2—9*) kann man dieselbe zerlegen in drei Unterabteilungen: Tractus olfactorius dorsomedialis, dorsolateralis und lateralis. Mit der Ausbildung der Striatumgegend wird diese in den Seitenteilen des Lobus olfactorius liegende Fasermasse des Tractus olfactorius dorsalis allmählich schwächer und rückt mehr dorsolateralwärts. Dabei wird sein dorsalster Teil mehr isoliert und zieht als Pars occipitalis kaudalwärts, um sich nach kurzem Verlaufe zu verlieren. Der Rest der Fasern in dem breiten Areal des Tractus olfactorius dorsalis rückt in den kaudalen Teilen des Lobus olfactorius mehr lateral und ventral. Er verliert sich allmählich in dem Gebiete des Auftretens der Fasern von Tractus cortico-habenularis lateralis, wobei ein Übergang beider Fasern ineinander zwar nicht sicher anzugeben, aber auch nicht auszuschließen ist.

Mediales Vorderhirnbündel.

Das mediale Vorderhirnbündel, dessen Pars anterior mit der Pars dorsalis oben beschrieben worden ist und dessen Stamm in der medio-ventralen Ecke des Lobus olfactorius kaudalwärts verläuft, bekommt aus der medialen Lobusfläche Zuzug an Fasern. In der Septumgegend durchziehen dieselben die Zellen der Septumkerne und besonders die des Nucleus medialis. Wahrscheinlich entspringen einzelne Fasern aus den Septumzellen und verlieren sich in dem medialen Vorderhirnbündel. Auch aus dem Primordium hippocampi stoßen Fasern zu dem medialen Vordernhirnbündel, wie das u. a. Autoren auch Röthig (1911, S. 12) fand. Ihr Verlauf ist dadurch, daß sie sich in den kaudalen Teilen des Primordium hippocampi langsam verlieren, ein ventromedial gerichteter bogenförmiger, mit der Kon-

vexität nach frontal. Insofern kann man der Pars anterior des medialen Vorderhirnbündels die aus den mehr kaudalen Teilen der

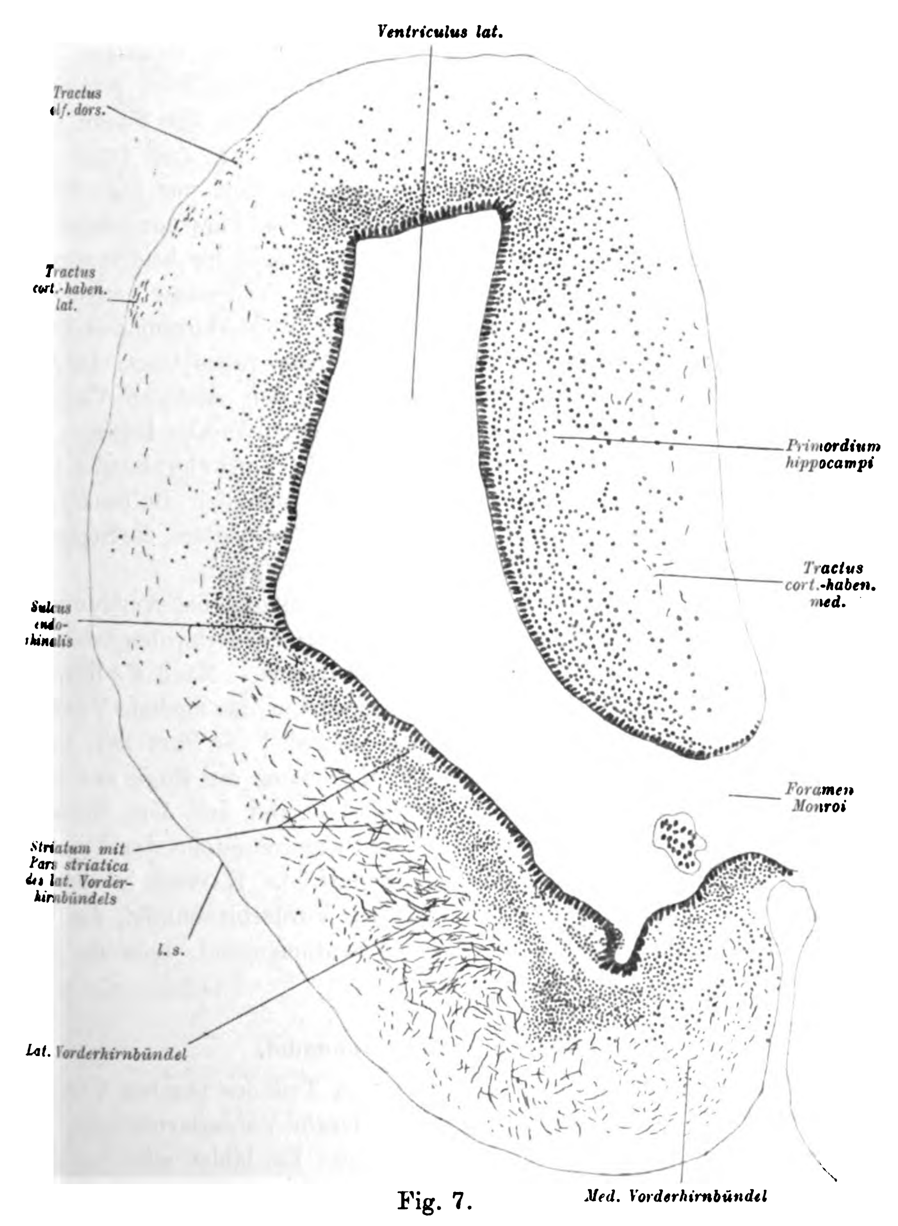


Fig. 7.

gesamten medialen Hemisphäre stammenden und das Primordium und die Septumgegend durchziehenden Fasern als Pars posterior des

medialen Vorderhirnbündels gegenüberstellen. Das Stammareal des medialen Vorderhirnbündels liegt, wie erwähnt, an der ventromedialen Ecke des Lobus hemisphaericus, unter der Septumgegend. Als seine laterale Grenze kommt die Prominentia ventralis in Betracht. An den kaudalen Schnitten wird es ganz in die ventrale Ecke gedrängt. Unter dem Foramen Monroi ordnet sich ein Teil der Fasern des medialen Vorderhirnbündels in querer Richtung an und dringt als Pars commissuralis des medialen Vorderhirnbündels zur gegenüberliegenden Seite hinüber (Fig. 8, *6—3—1*). Diese Pars commissuralis gewinnt kaudalwärts an Stärke, so daß die Areale der beiderseitigen medialen Vorderhirnbündel durch eine breite Fasermasse verbunden sind. Die Pars commissuralis des medialen Vorderhirnbündels liegt unmittelbar frontal vor dem Beginn des Nucleus praeopticus. Ob die aus dem kaudalen Primordiumabschnitte zu den medialen Vorderhirnbündeln ziehenden Fasern in der Pars commissuralis kreuzen, ist nicht sicher. Es bekommt also das mediale Vorderhirnbündel folgende Fasersysteme: vorne Fasern aus der medialen Bulbusfläche, dann Fasern aus dem vorderen und mittleren Primordium, die Septumfasern und schließlich die hinteren Primordiumfasern.

C. J. Herrick sches mediales Vorderhirnbündel bei Amblystoma (1910, S. 418) ist eine Komponente des basalen Vorderhirnbündels und verbindet sich hauptsächlich mit Hypothalamus. Nach P. Röthig (1911, S. 12 und 13) bekommt bei Siren lacertina das mediale Vorderhirnbündel vorne den Tractus olfact. medialis (= Pars ant. med. Vorderhirnbündel [1911, Necturus, S. 51]), dann die Züge aus dem frontalen Teile des Primordium hippocampi und aus dem Nucleus septi und schließlich aus dem kaudalen Primordiumteile den Tractus cortico-olfactorius medialis, welcher gekreuzt ist. Kappers beschreibt (1921, S. 1009) beim Frosch ein mediales Vorderhirnbündel, das die markhaltigen Fasern teilweise aus der Septumgegend, teilweise aus dem Primordium hippocampi erhält.

Laterales Vorderhirnbündel.

Das mediale Vorderhirnbündel ist ein Teil des basalen Vorderhirnbündels, dessen zweiter Teil, das laterale Vorderhirnbündel, an der ventrolateralen Hemisphärenecke liegt. Es bildet sich bei der fronto-kaudalen Durchmusterung der Serie etwas später als das mediale Vorderhirnbündel. Es erhält Fasern aus den ventrolateralen und lateralen Ventrikelzellen. Diese in der lateralen Hemisphärenfläche liegenden Fasern (Fig. 6, *4—2—9*) stellen eine Pars corticalis

dar. Wie oben bereits erwähnt treten sie anscheinend in Beziehung zu dem in den dorsolateralen Seitenteilen des Lobus olfactorius lie-

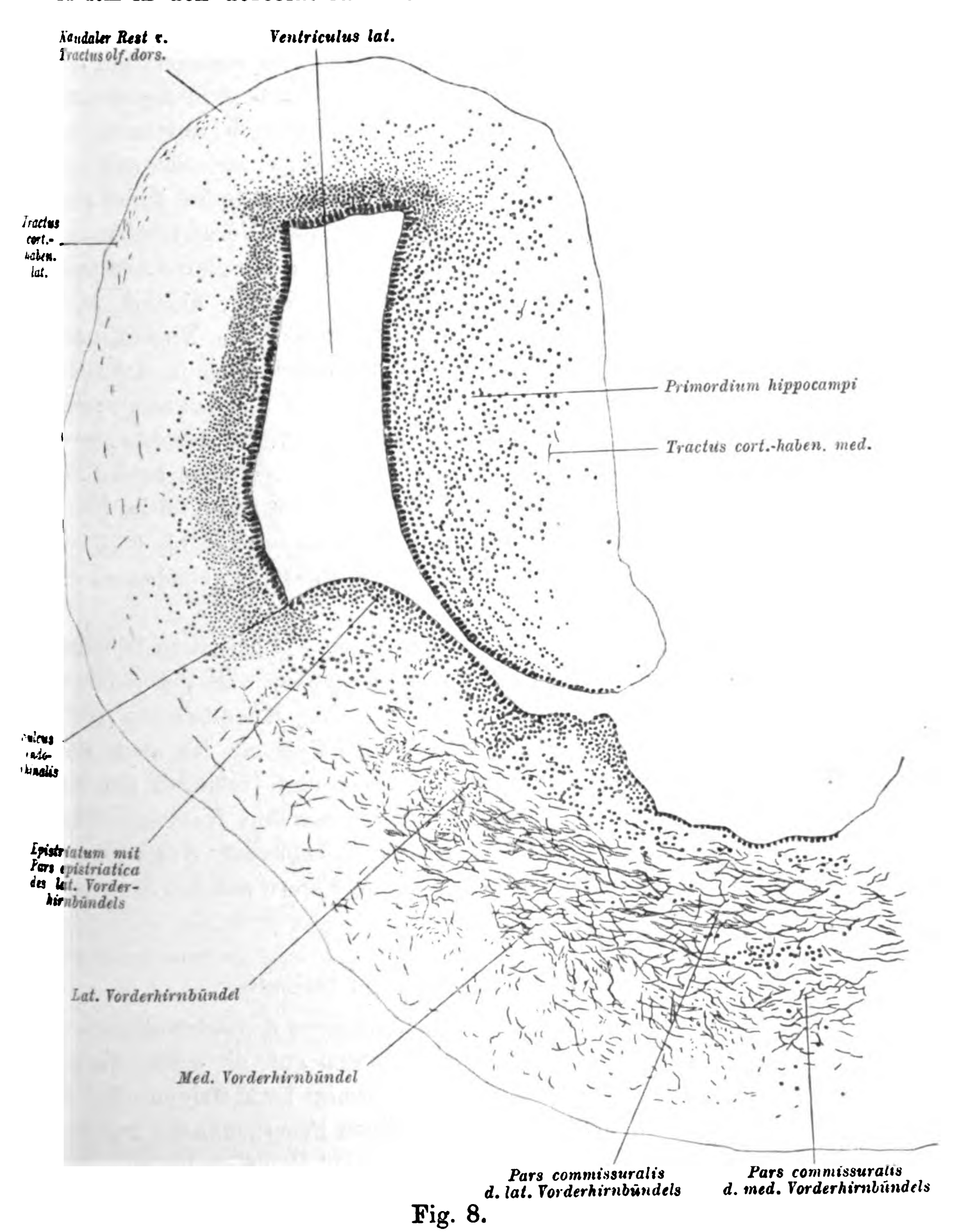


Fig. 8.

genden Fasergewirr des Tractus olfactorius dorsalis. Eine Fortsetzung der Fasern des lateralen Vorderhirnbündels erstreckt sich lateral und

frontal bis zur Formatio bulbaris. Seine Hauptmasse liegt an der ventrolateralen Ecke des Lobus hemisphaericus. Mit dem Auftreten der Striatumgegend verbreitet sich sein Areal und erhält dauernd Zuwachs durch Fasern aus dem Striatum. Ein weiterer Teil des lateralen Vorderhirnbündels ist in den Fasern aus dem Epistriatum gegeben. Man kann also am lateralen Vorderhirnbündel unterscheiden: eine Pars corticalis (Fig. 6 und 7, *6—1—4*), Pars striatica und epistriatica (Fig. 8, *6—3—1*). In der Commissura anterior findet eine Verbindung und Kreuzung von beiden lateralen Vorderhirnbündeln über die mediane Ebene hin statt. So kommt ein weiterer Abschnitt des lateralen Vorderhirnbündels zur Unterscheidung, nämlich seine Pars commissuralis, deren Gebiet kaudalwärts bis zum Nucleus praeopticus reicht. Nach seiner Kreuzung wird das Bündel in sich ziemlich abgeschlossen. Es besteht aus Längszügen und bekommt seine runde Form. In Bezug auf das mediale Vorderhirnbündel nimmt das laterale eine dorsolaterale Lage ein, wobei zwischen beiden anscheinend vielleicht ein Faseraustausch stattfinden kann. Beim Übergang des Lobus hemisphaericus in den Thalamus (Fig. 11, *6—5—3*) ist deutlich eine Zerklüftung des lateralen Vorderhirnbündels zu erkennen.

Ähnlich verläuft nach Röthig (1911, S. 13) bei Siren lacertina das laterale Vorderhirnbündel mit der Ausnahme, daß Verbindungsfasern mit dem Bulbulus accessorius bestehen. Herricksches (1910, S. 418) laterales Vorderhirnbündel bei Amblystoma ist auch eine Komponente des basalen Vorderhirnbündels und verbindet sich mit dem Thalamus und Mittelhirn. Schließlich erwähnt Kappers (1921, S. 1010) beim Frosch das laterale Vorderhirnbündel, das aus den Zellen der dorsalen Wand entsteht und von Fasern aus den Striatumzellen einen Zuzug bekommt.

Tractus corticohabenularis lateralis.

Wie oben beschrieben treten an dem hinteren Auffaserungsgebiete des Tractus olfactorius dorsalis lateral Fasern auf, die weiter hin an der lateralen Hemisphärenwand bogenförmig herabsteigen (Fig. 7, *6—1—4*). Dabei wird der Zug durch einen Faserzuwachs aus den Zellen des ganzen hinteren Hemisphärenpol, Polus occipitalis, verstärkt (Fig. 9, *6—3—7*, *6—3—8*; Fig. 10, *6—4—3*; Fig. 11, *6—5—3*). Nachdem die Fasern die ventrolaterale Seite des Ventrikels im Polus occipitalis umschlungen haben, gelangen sie, oberhalb des lateralen Vorderhirnbündels verlaufend, in das Gebiet des Eminentia thalami

(Fig. 10, *6—4—3*). Im weiteren Verlauf durch den dorsalen Thalamus erreicht der Zug die Habenulargegend (Fig. 11, *6—5—3*), wo er

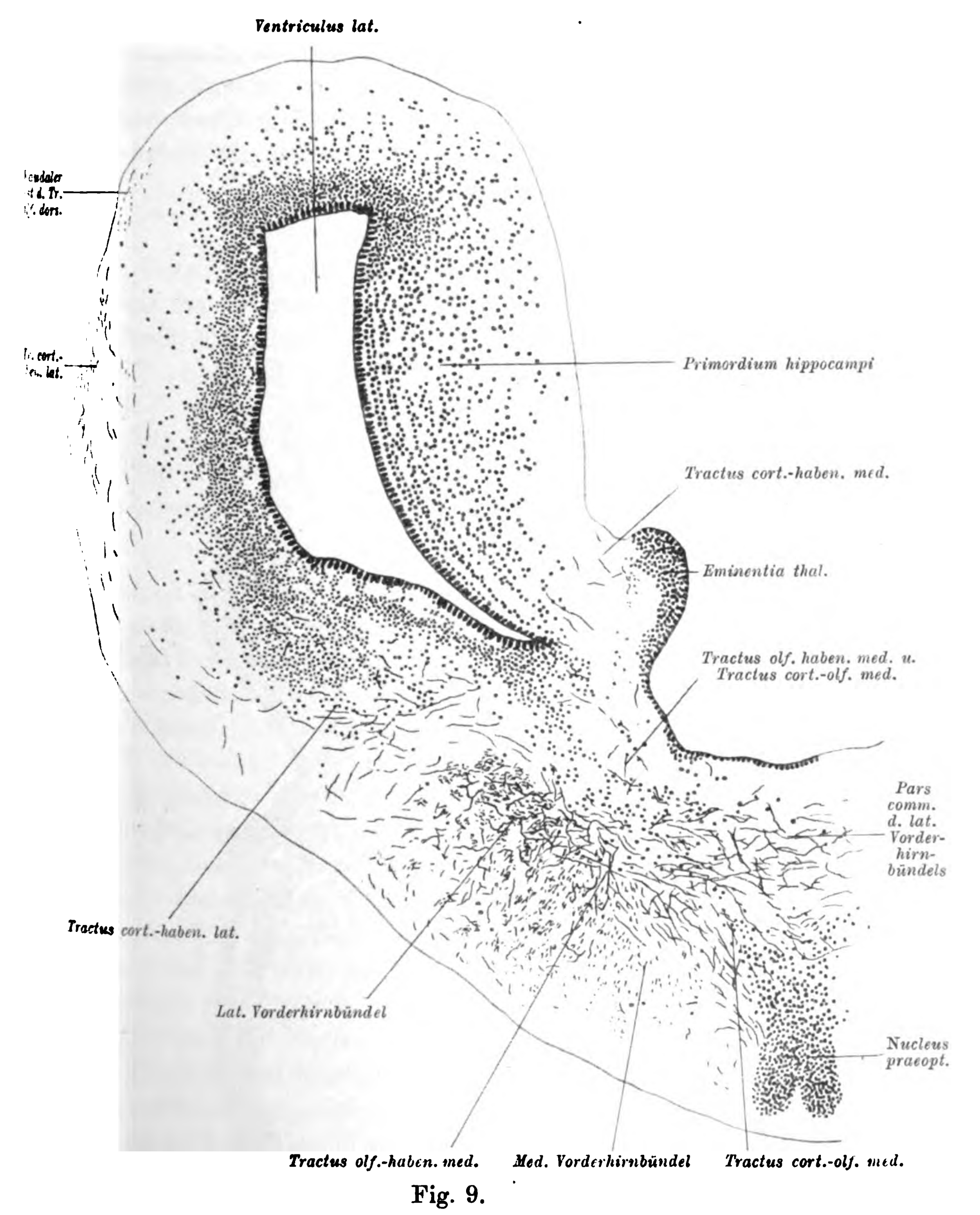


Fig. 9.

sich an der Bildung der Commissura habenularis beteiligt, eine Commissura superior telencephali darstellend (RÖTHIG, 1924, S. 10). Er

bildet zugleich einen Teil der Stria habenularis. Das ganze eben beschriebene Fasersystem ist der Tractus cortico-habenularis lateralis.

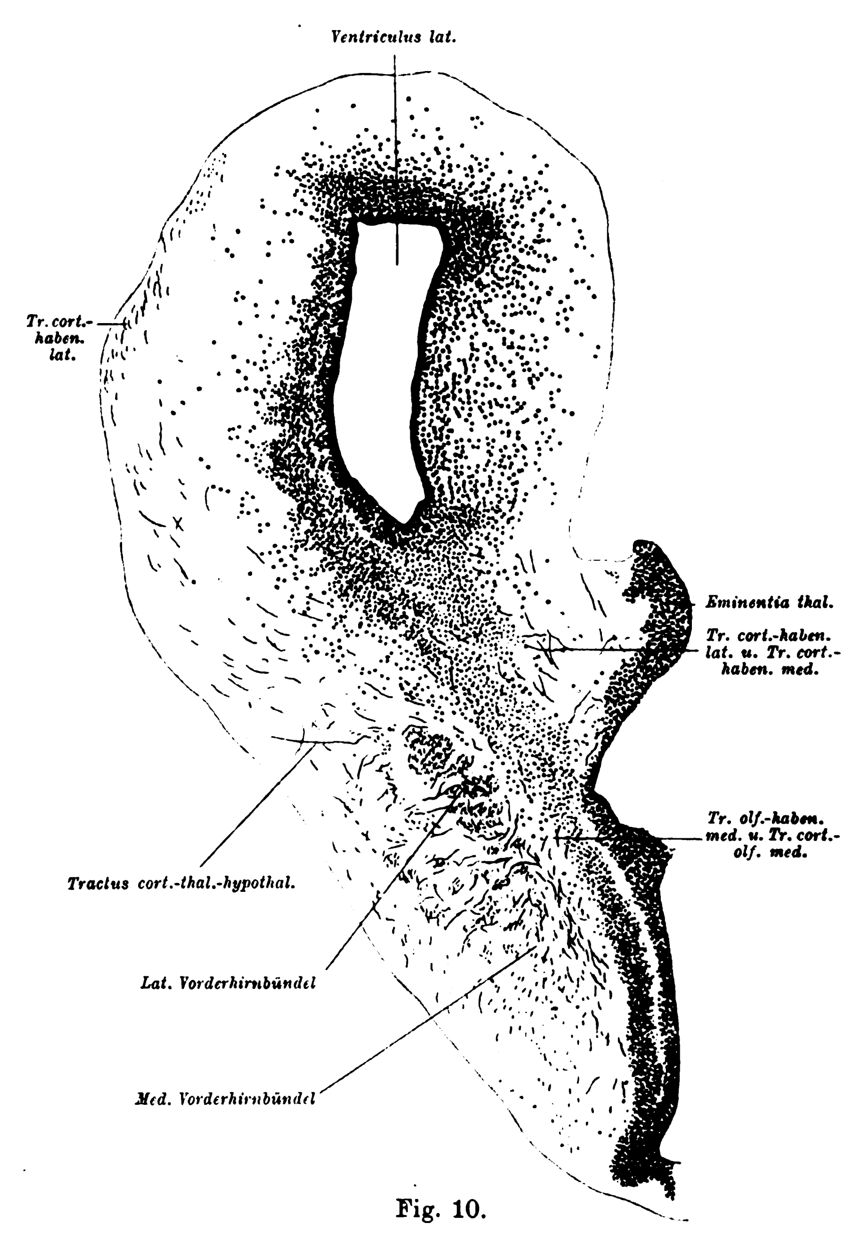


Fig. 10.

Der von Röthig bei Siren (1911, S. 14) und Necturus (1911, S. 53) erwähnte Tractus cortico-habenularis lateralis ist dem obigen bei

Cryptobranchus jap. vollkommen gleich. Der von HERRICK (1910, S. 428, 432) bei Amblystoma als Tractus cortico-habenularis lat. bezeichnete Zug zieht aus dem hinteren Hemisphärenpol gemeinsam mit der Commissura pallii posterior und als ein Bestandteil der Stria habenularis erreicht er die Habenulargegend. Den ähnlichen Zug bezeichnet KAPPERS (1921, S. 1010) bei Rana mugiens als Tractus olfacto-habenularis lateralis, der aber marklos ist.

Tractus cortico-habenularis medialis.

Er besteht aus spärlichen markhaltigen Fasern und verläuft, die Eminentia thalami durchziehend (Fig. 9, *6—3—7*; *6—3—8*), zwischen dem Primordium hippocampi und der Habenulargegend (Fig. 8, *6—3—1*). Auch er bildet einen Bestandteil der Stria habenularis (Fig. 11, *6—5—3*). Ebenso RÖTHIG (1911, S. 14) bei Siren und HERRICK (1910, S. 428) bei Amblystoma. Bei Rana mugiens gibt KAPPERS (1921, S. 1009) für den obigen Zug die Bezeichnung: Tractus cortico-habenularis.

Tractus olfacto-habenularis medialis.

Aus der Gegend vor dem Recessus praeopticus und dem hinteren Gebiet der Commissura anterior verlassen den Verband des medialen Vorderhirnbündels Fasern, die schräg nach hinten oben zu der Eminentia thalami und durch diese in die Habenulargegend verlaufen (Fig. 10, *6—4—3*). Wir erblicken in ihnen das System des Tractus olfacto-habenularis medialis (Fig. 11, *6—5—3*). Eine Kreuzung desselben selbst wurde nicht beobachtet. Es ist aber immerhin möglich, daß Fasern von ihm in der unmittelbar frontal gelegenen Pars commissuralis des medialen Vorderhirnbündels kreuzen.

RÖTHIG (1911, S. 13) beschreibt denselben Zug bei Siren lacertina und bei Necturus (1911, S. 53). Nach HERRICK entsteht bei Amblystoma der Tractus olfacto-habenularis medialis in der Pars magnocellularis des Nucleus praeopticus (1910, S. 428).

Schließlich findet sich bei KAPPERS (1921, S. 1011) auch ein Tractus olfacto-habenularis medialis, der aus zwei Komponenten zusammengesetzt ist. Der Tractus septo-habenularis aus dem Septum gelangt mit dem medialen Vorderhirnbündel in den Thalamus und steigt dann nach der Habenulargegend auf. Der Tractus praeoptico-habenularis aus der Umgebung des Recessus praeopticus erreicht im weiteren Verlaufe die Ganglia habenulae.

Tractus cortico-olfactorius medialis.

Ebenfalls aus dem Gebiete des medialen Vorderhirnbündels, aber weiter medial gelegen, kommt aus der Nachbarschaft der Zellen des

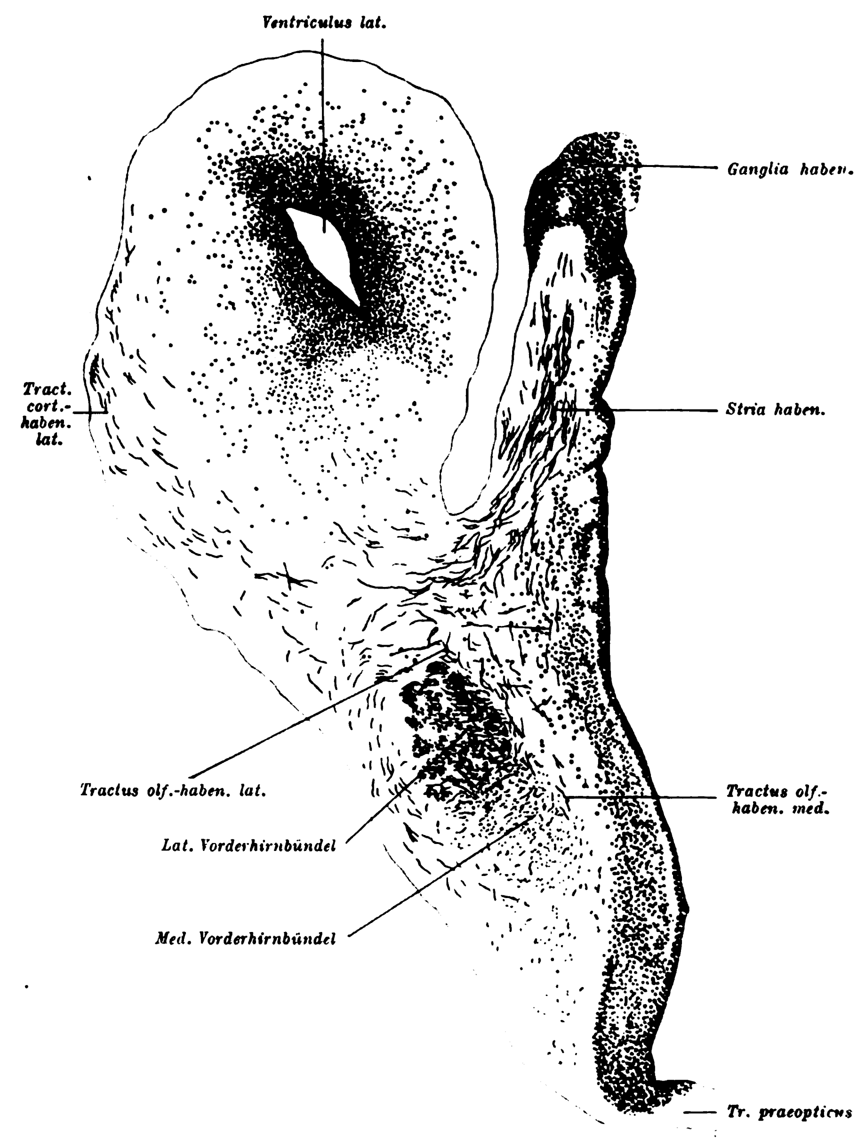


Fig. 11.

Nucleus praeopticus ein prägnant gebildeter Zug, der zunächst einen dorso-lateralen Verlauf hat, bis er sich mit dem eben erwähnten Tractus

olfacto-habenularis medialis vereinigt (Fig. 9, *6—3—7*, *6—3—8*). Er verläuft mit ihm zusammen weiter (Fig. 10, *6—4—3*) und kann verfolgt werden bis zum ventro-medialen Teil des Primordium hippocampi. Vermutlich ist in ihm der bei Siren deutlich zu verfolgende gleichnamige Zug zu erblicken (RÖTHIG 1911, S. 12 und 13), nur daß bei Cryptobranchus eine Kreuzung desselben nicht beobachtet wurde und er hier in mehr kaudaleren Ebenen unmittelbar hinter der Commissura anterior liegt.

Tractus olfacto-habenularis lateralis.

Er kommt aus dem Gebiete des lateralen Vorderhirnbündels und verbindet dasselbe mit der Habenulargegend, indem er bogenförmig aufwärts in der Stria habenularis verläuft (Fig. 11, *6—5—3*). Er entspricht dem gleichen Zuge bei Siren lacertina (1911, S. 14) und Necturus maculatus (1911, S. 52) nach RÖTHIG. Nach HERRICK (1910, S. 428) entspringt derselbe Zug bei Amblystoma aus dem vorderen Teil des Nucleus praeopticus und zieht weiter, ähnlich wie bei Cryptobranchus japonicus.

Tractus cortico-thalamo-hypothalamicus.

Er entspringt aus der lateralen Wand des Polus occipitalis, umfaßt das laterale Vorderhirnbündel und schließt sich seinem weiteren Verlaufe an. Er ist zu vergleichen mit demselben Zug bei Siren lacertina und Necturus maculatus (RÖTHIG 1924, S. 10, 15, 16).

Commissura hippocampi.

Zu erwähnen sind noch die spärlichen markhaltigen Fasern der Commissura hippocampi. Sie entstehen im hinteren Primordium und kreuzen zusammen mit weitaus überwiegenden Teilen dieser Commissur.

Commissura anterior.

Die Commissura anterior besteht aus der Pars commissuralis des medialen und lateralen Vorderhirnbündels, wobei die erstere ventral, die letztere dorsal liegt (Fig. 8, *6—3—1*).

Abgeschlossen am 31. Mai 1925.



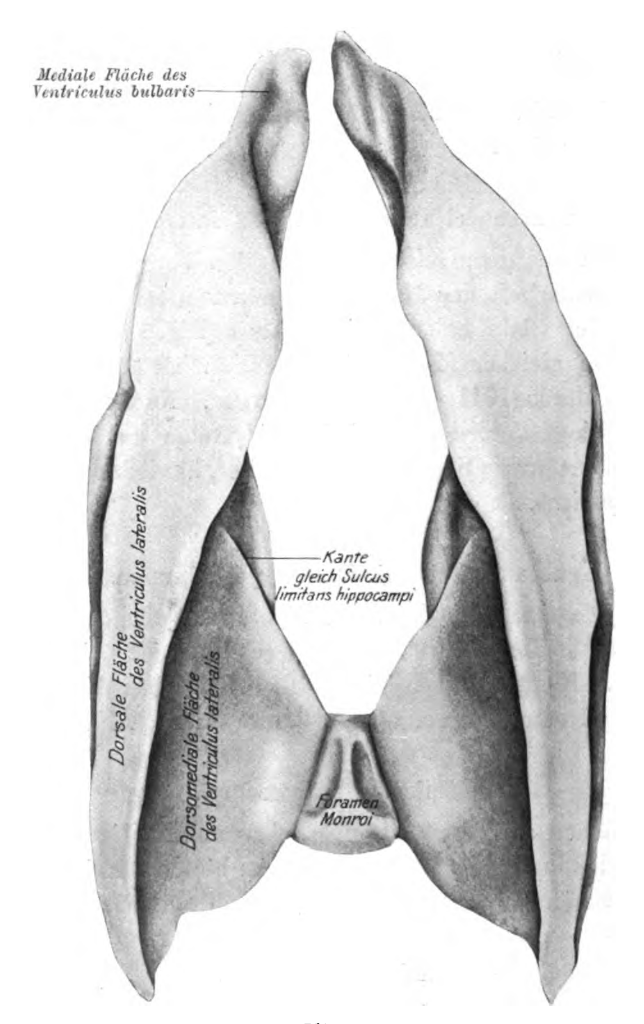


Fig. 12.

Modell von Ventrikelhohlräumen im Vorderhirn von Cryptobranchus japonicus. Dorsale Ansicht. Die Kanten entsprechen den Furchen, die Flächen den Teilen der Hirnwand.

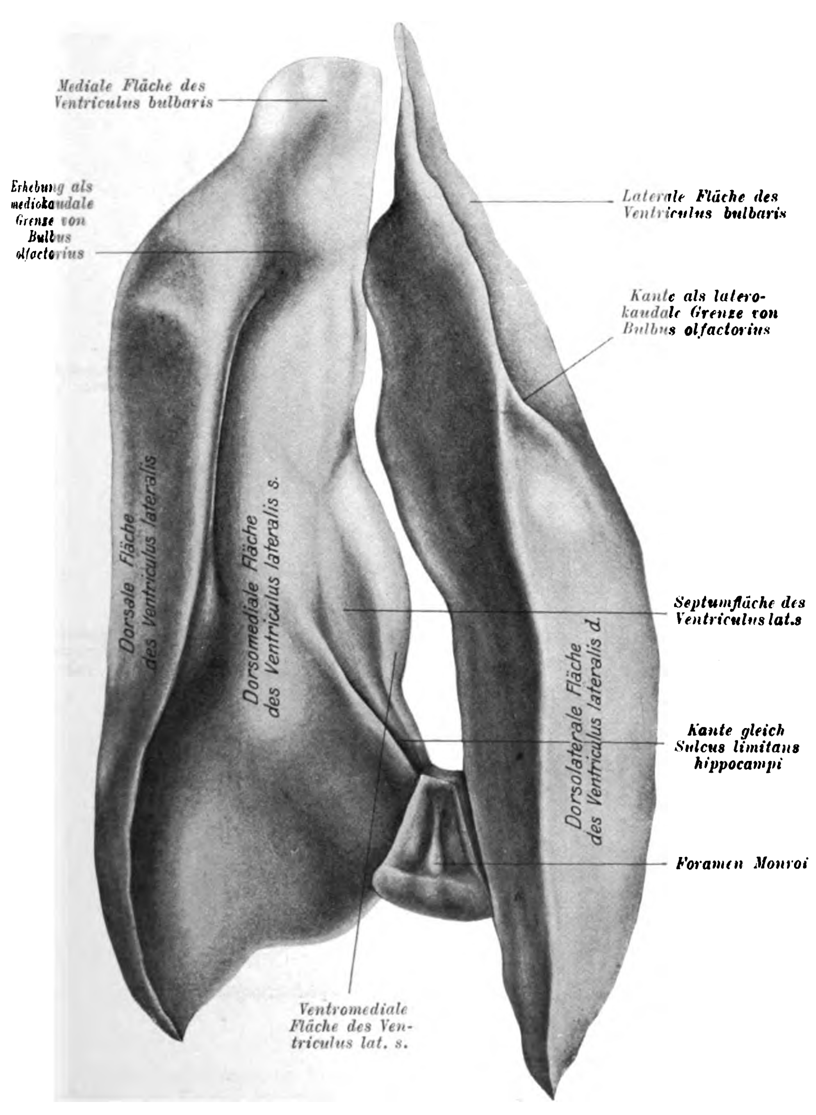


Fig. 13.

Modell von Ventrikelhohlräumen im Vorderhirn von Cryptobranchus japonicus. Dorsolaterale Ansicht. Die Kanten entsprechen den Furchen, die Flächen den Teilen der Hirnwand.

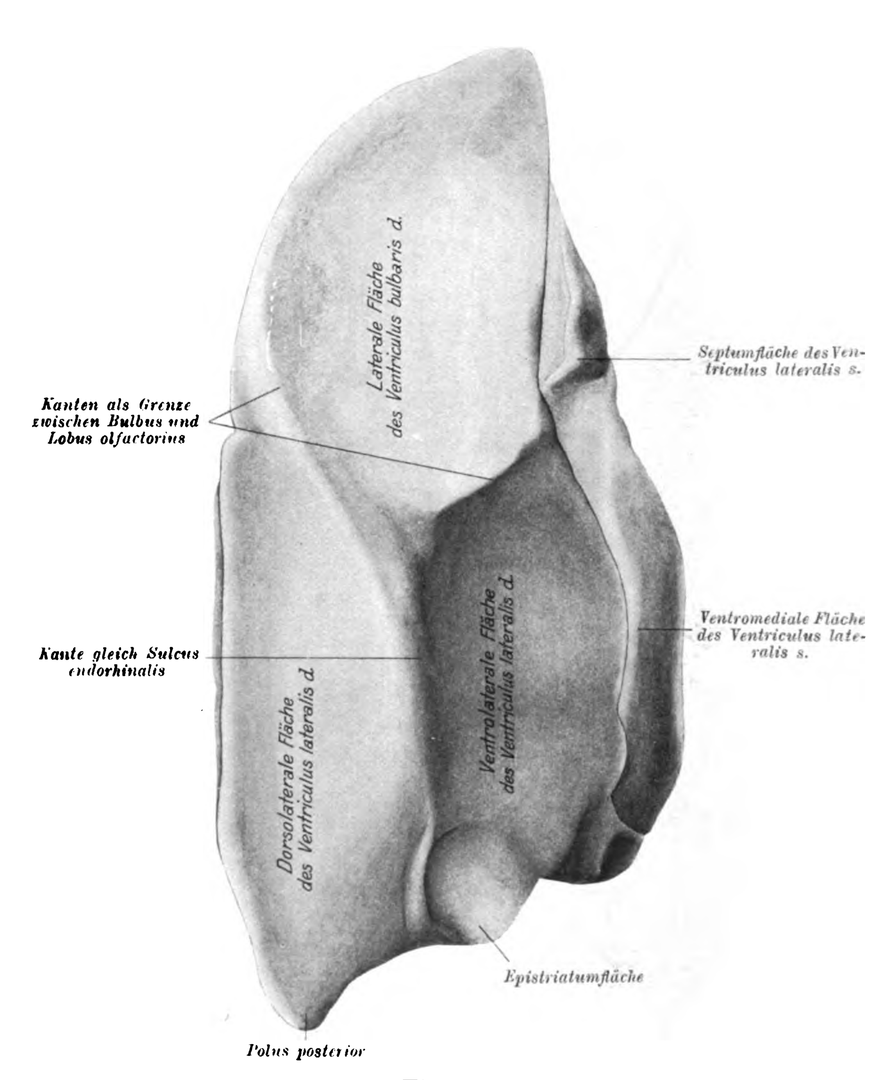


Fig. 14.

Modell von Ventrikelhohlräumen im Vorderhirn von **Cryptobranchus japonicus**. **Laterale Ansicht.** Die Kanten entsprechen den Furchen, die Flächen den Teilen der Hirnwand.

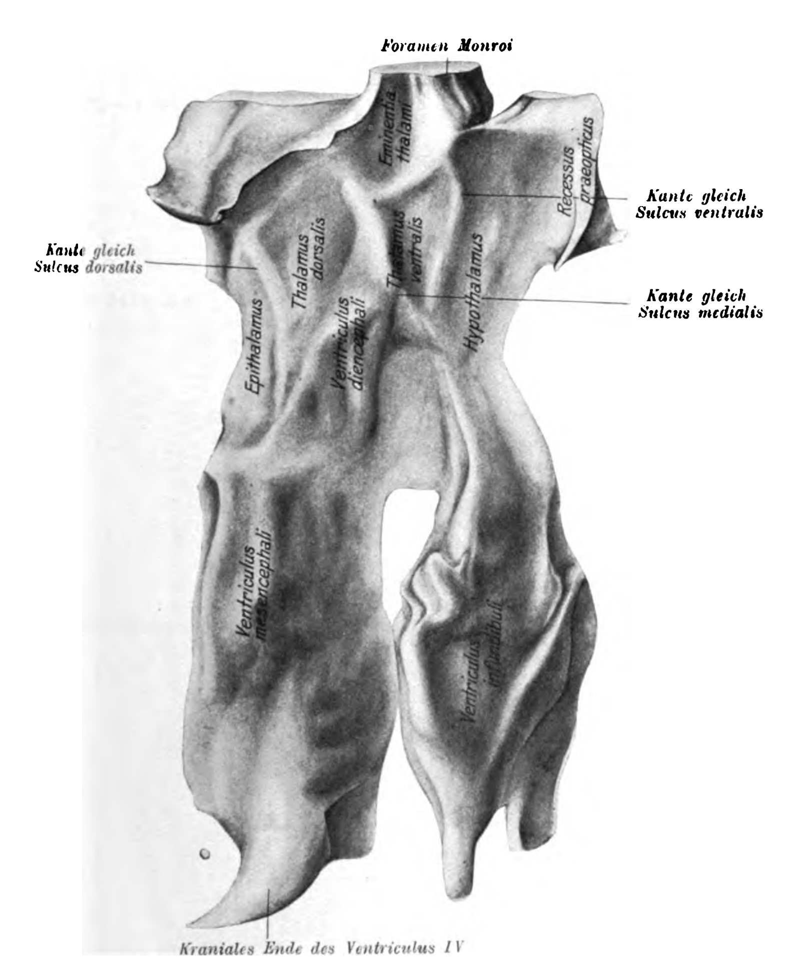


Fig. 15.

Modell von Ventrikelhohlräumen im Zwischen- und Mittelhirn von Cryptobranchus japonicus. Laterale Ansicht. Die Kanten entsprechen den Furchen, die Flächen den Teilen der Hirnwand.

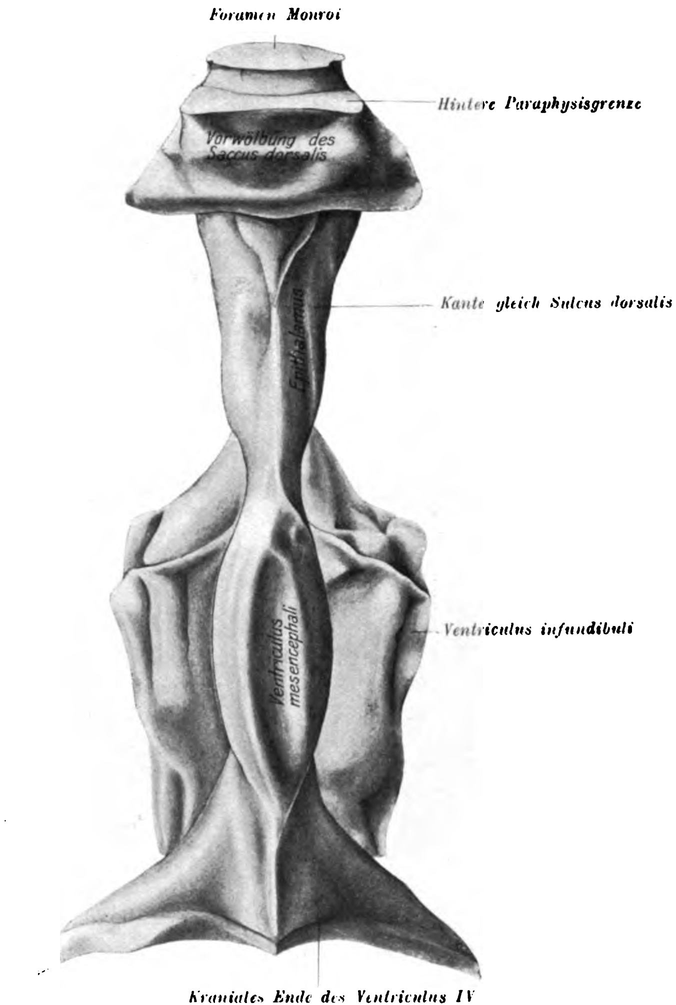


Fig. 16.

Modell von Ventrikelhohlräumen im Zwischen- und Mittelhirn von Cryptobranchus japonicus. Dorsale Ansicht. Die Kanten entsprechen den Furchen, die Flächen den Teilen der Hirnwand.

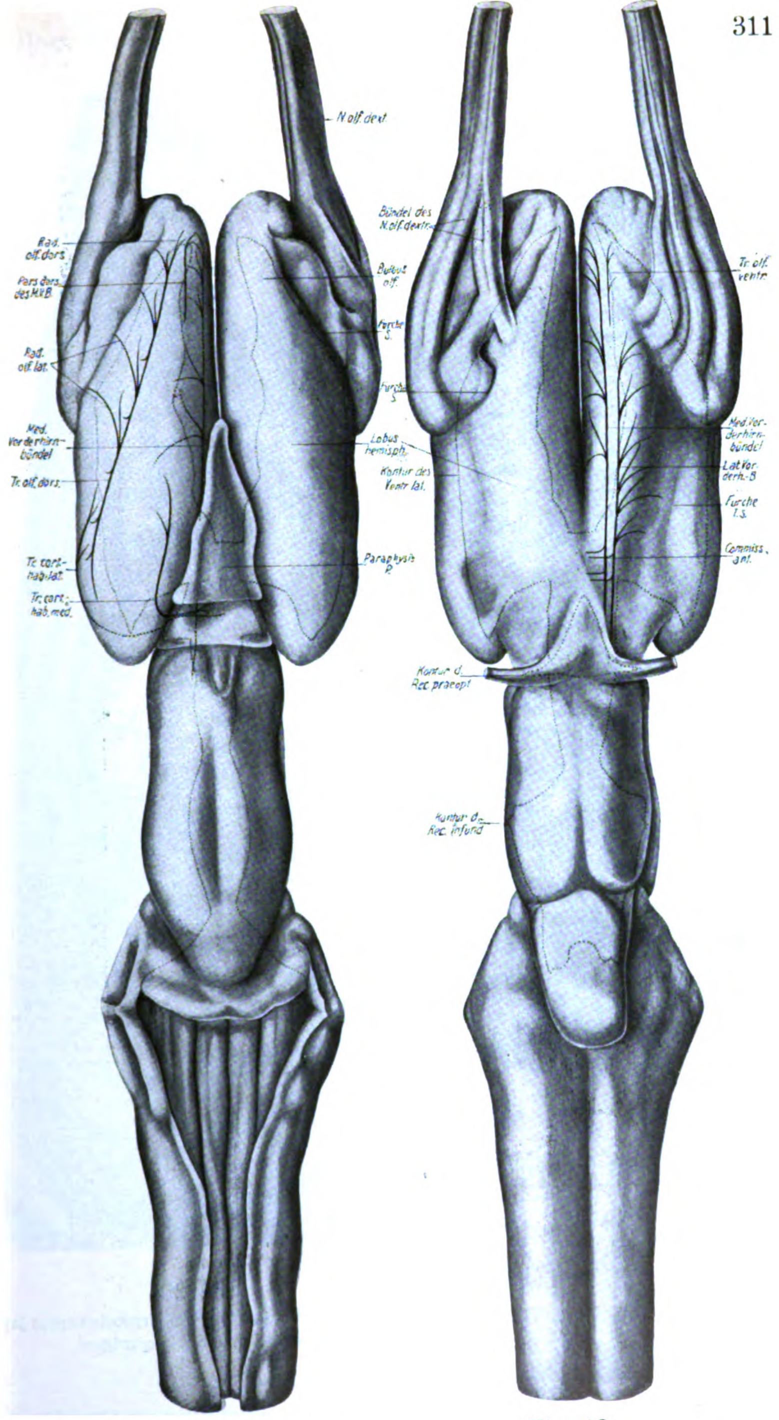


Fig. 17. **Dorsale Ansicht** und **Fig. 18.** **Ventrale Ansicht** des Hirnmodelles von Cryptobranchus japonicus mit eingezeichneten Faserzügen des Vorderhirns und Ventrikelkontur.

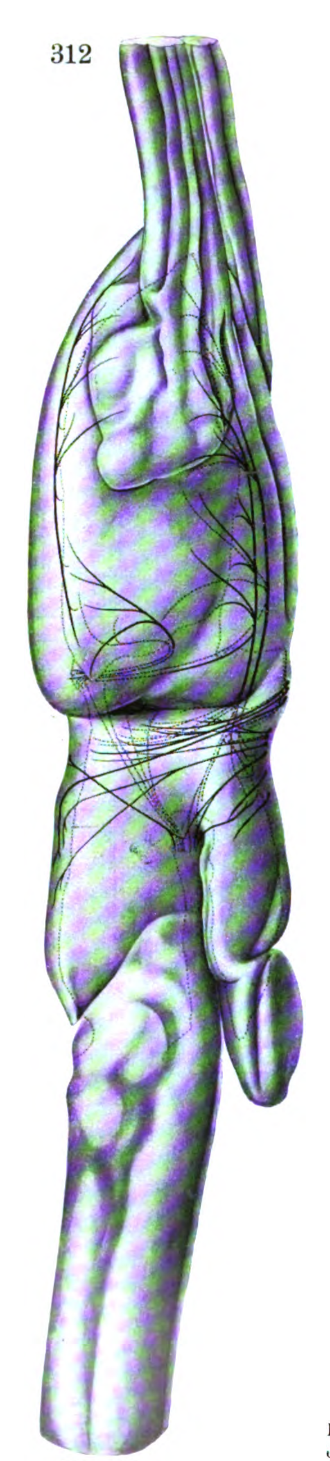


Fig. 19.

Fig. 20.

Laterale Ansicht des Vorderhirns von Cryptobranches japonicus mit eingezeichneten Faserzügen.

Fig. 19. Laterale Ansicht des Hirnmodelles von Cryptobranches japonicus mit eingezeichneten Faserzügen des Vorder- und Zwischenhirns und Ventrikelkontur.

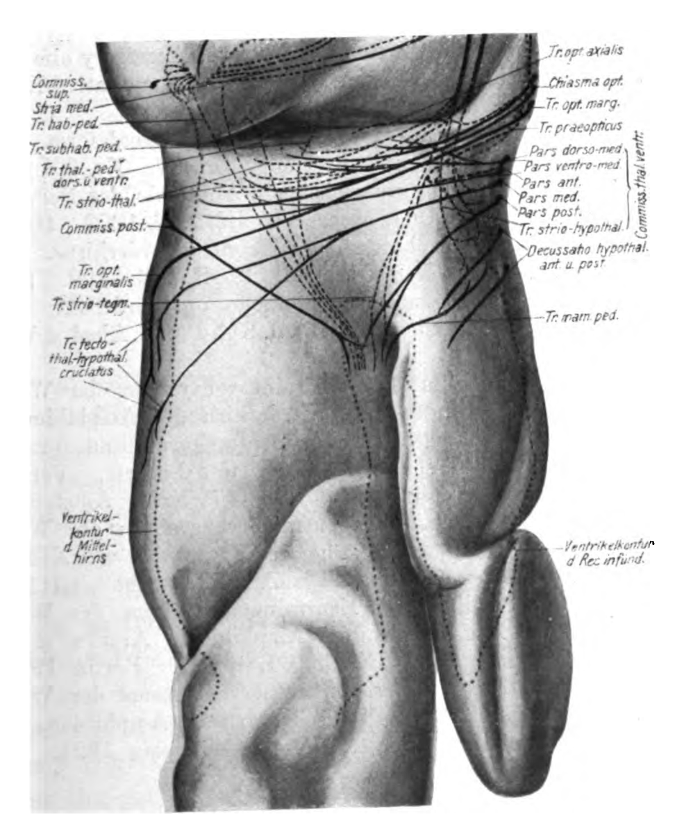


Fig. 21.

Laterale Ansicht des Zwischenhirns von Cryptobranchus japonicus mit eingezeichneten Faserzügen.

Schriftenverzeichnis.

BINDEWALD, C. A. E., Das Vorderhirn von Amblyostoma mexicanum. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84, Abt. 1. S. 1—70. 1914.

HERRICK, C. JUDSON, The Morphology of the Forebrain in Amphibia and Reptilia. Journ. of comparative Neurol. and Psychol. Vol. 20. Nr. 5. 1910.

—— The Connection of the Vomeronasal Nerve, Accessory olfactory Bulb and Amygdala in Amphibia. Journ. of comparative Neurol. and Psychol. Vol. 33. No. 3. 1921.

—— The amphibian forebrain 1. Amblystoma, external form. Journ. of comparative Neurol. and Psychol. Vol. 37. No. 3. 1924.

KAPPERS, C. U. ARIENS, Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. Bd. 2. S. 1000—1012. 1921.

KUHLENBECK, H., Zur Morphologie des Urodelenvorderhirns. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 57. S. 463—490. 1920—21.

RÖTHIG, P., Zellanordnungen und Faserzüge im Vorderhirn von Siren lacertina. Anhang zu d. Abhandl. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin 1911.

—— Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 5. Die Zellanordnungen im Vorderhirn der Amphibien mit besonderer Berücksichtigung der Septumkerne und ihr Vergleich mit den Verhältnissen bei Testudo und Lacerta. Verhand. der Kon. Acad. von Weterschappen. Deel 17. Nr. 1. Amsterdam 1912.

—— Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 4. Die markhaltigen Faserzüge im Vorderhirn von Necturus maculatus. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1911.

—— Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 8. Über das Zwischenhirn der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 98. Heft 3/4. Berlin 1923.

—— Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 9. Über die Faserzüge im Zwischenhirn der Amphibien. Zeitschr. f. anat. Forschung. Bd. 1. Heft 1. Leipzig 1924.

(Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin.)

Die Gestaltung des Schulterblattes.

Von

Dr. A. Friedel.

Mit 7 Textfiguren.

(Eingegangen am 5. November 1925.)

Bei der Untersuchung der Umwendbewegung des Armes an Querschnitten (Zeitschr. f. Anat. und Entw. Abt. I, Bd. 66.) hatte sich aus der gegenseitigen Lage der Gelenkflächen am oberen und unteren Ende der Knochen ergeben, daß im Gebiet der Gliedmaßen nicht nur eine Verdrehung des Oberarmbeines vorliegt, die nach der Feststellung GEGENBAURS ein kaum übersehbares Schrifttum zur Folge hatte, sondern daß auch die Unterarmknochen Verdrehungswinkel zeigen. Es galt daher dieser Tatsache am ungeteilten Armskelet nachzugehen und die gegenseitigen Beziehungen der zusammengehörigen Knochen eines Gliedes zu untersuchen. Es standen dafür 50 zusammengehörige Armskelete vom Präpariersaal zur Verfügung, deren Bearbeitung Herr Geheimrat FICK, mein verehrter Lehrer, mir überließ, wofür ihm an dieser Stelle gedankt sei.

Es zeigte sich dabei, daß unsere Kenntnis der einzelnen Knochen noch zu lückenhaft ist, um von gegenseitigen Beziehungen sprechen zu können und so mußte erst eine planmäßige Untersuchung der einzelnen Knochen in Angriff genommen werden.

Um räumliche Gebilde und räumliche Verhältnisse zu erkennen, ohne sich in Einzelheiten der Fläche zu verlieren, gibt es nur zwei Wege, den einen zeichnerischen des Baumeisters, der von den drei Ebenen des Raumes ausgeht und Grundriß, Aufriß und Seitenriß betrachtet, und den anderen rechnerischen des Astronomen, der sich der Hilfsmittel der sphärischen Trigonometrie bedient. Dieser wurde bei der Untersuchung des Armbeines angewandt, jener bei der Unter-

suchung des Schulterblattes. Wenn es gelingt, in einen Körper drei aufeinander senkrecht stehende Ebenen hineinzulegen, von denen wenigstens zwei durch bezeichnende Punkte des Körpers bestimmt sind, so ist das zeichnerische Verfahren anwendbar und dieser Fall liegt beim Schulterblatt vor.

Das Schulterblatt.

Wie nach dem Vorbild RATZELS bei Betrachtung eines Landes von See her sich andere Beziehungen ergeben, als wenn es als Teil einer anderen Ländermasse vom Lande selbst aus geschildert wird, so empfiehlt es sich auch, einen Skeletteil wie das Schulterblatt einmal von Nachbarknochen aus zu betrachten, d. h. von seiner Gelenkfläche aus. Ging man gewöhnlich bei den Beschreibungen der »dreieckigen« Schulterblattplatte von dem senkrecht stehenden wirbelwärts gelegenem Rande aus, dessen gegenüberliegende Ecke die Gelenkfläche trägt, ohne ihre Neigung zu berücksichtigen, so soll jetzt einmal von dieser Gelenkfläche ausgegangen werden.

Eine mittlere Längelinie teit die nach R. FICK »umgekehrt kommaförmige« Gelenkfläche in eine vordere und hintere Hälfte und werde selbst durch eine auf ihr senkrecht stehende Querlinie halbgeteilt. Durch die medial-lateral verlaufende mittlere Längslinie und die Kante des Wirbelrandes (Margo vertebralis s. medialis) ist die eine Ebene bestimmt. Die zweite Ebene geht durch den Bogen der Gelenkquerlinie und steht senkrecht auf der ersten Ebene. Die Schnittlinie beider Ebenen ist die »mittlere Längslinie«, durch deren Halbteilungspunkt wird die dritte Ebene senkrecht zu den beiden ersten gelegt.

Vorbereitung des Knochens.

An der Gelenkfläche des Schulterblattes wird die senkrechte Halbteillinie gezogen und gemessen und in ihrer Mitte mit einem kleinen Winkelmaß die senkrechte Querlinie errichtet und gemessen (Fig. 4 *AB* und *CD*). Von den Enden der Querlinie wird durch Anlegen von je einer Nadel, die untereinander und mit dem Bogen der Querlinie ausgerichtet sind, der Punkt am Wirbelrand (Fig. 1 *R*) bestimmt und dieser mit den beiden Enden der Querlinie verbunden. In der Mitte (*M*) der Strecke Pfannenmitte bis Wirbelrand (*OR*) wird auf der Vorderseite mit Winkelmaß die Senkrechte gezogen. Nun ist noch die Lage des Schultergrates zu bestimmen. Da dieser an beiden Enden breit in die Platte ohne scharfe Grenzen übergeht und nur in der Mitte schmal am Knochen ansetzt, wird er nicht von der

Hinterfläche angegeben, sondern von der Vorderfläche, auf der, gegen das Licht gesehen, jene schmale Stelle sich stets deutlich abhebt;

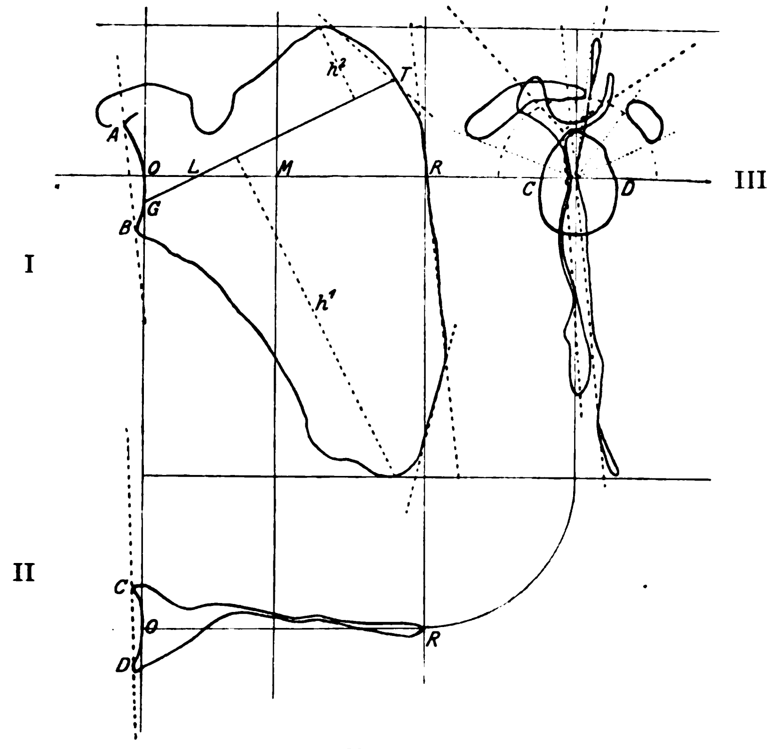


Fig. 1.
I. Aufriß, II. Grundriß, III. Seitenriß des Schulterblattes (Nr. 16).

Zahlentafel I.

Nr.	Grad	Nr.	Grad	Nr.	Grad	Nr.	Grad	Nr.	Grad	Nr.	Grad
1	20	10	12	19	22	28	13	37	18	56	19
2	20	11	12	20	18	29	—	38	13	57	20
3	17	12	24	21	22	30	13	39	20	58	10
4	21	13	17	22	17	31	14	40	11	59	22
5	13	14	18	23	15	32	15	41	21	60	8
6	—	15	22	24	17	33	7	42	20	61	16
7	—	16	26	25	3	34	9	43	28	62	22
8	20	17	13	26	13	35	16	44	17	63	10
9	13	18	—	27	21	36	18	45	19		

inmitten dieses Schattenstreifens wird die Gratlinie gezogen und nach beiden Seiten verlängert bis zum Pfannenrand und zum Wirbelrand (GT). In einigen Fällen erreicht sie den Pfannenrand gerade an dem

Nr.	Länge	Unter-grätengrube	Ober-grätengrube	Grat	Gesamt-breite	Morpholog. Breite
4	129	130	47	31	177	172
5	115	131	41	33	172	157
58	108	130	41	35	171	164
32	110	123	46	30	169	165
60	122	126	43	30	169	168
38	110	115	53	31	168	166
33	105	119	48	34	167	160
61	113	138	29	34	167	165
13	102	129	37	30	166	162
30	105	121	45	37	166	164
2	111	127	38	30	165	161
45	110	127	45	36	162	159
11	109	117	44	34	161	152
44	108	122	38	31	160	156
20	110	113½	45	35	158½	152
56	97	123	35	32	158	157
40	105	119	38½	35	157½	151
59	120	124	33	30	157	154
17	103	117	39	33	156	155
8	98	123	33	33	156	154
22	99	121	33	31	154	152
3	95	117	37	30	154	147
62	98	116	37	27	153	148
12	101	115	37	30	152	149
19	96	120	32	32	152	150
31	102	110	40	26	150	144
28	100	115	35	25	150	141
34	99	116	34	28	150	146
39	97	107	40	28	147	142
23	91	113	34	34	147	145
16	94	119	27	32	146	147
41	94	109	37	27	146	142
37	104	113	32	33	145	144
63	101	110	35	29	145	140
57	98	108	36½	30	144¼	143
10	101	107	35	30	142	140
14	97	113	29	30	142	138
1	97	104	38	33	142	140
21	93	107	32	30	139	137
27	92	107	30	30	137	134
9	91	110	27	29	137	133
26	90	106	31	29	137	134
42	91	102	33	29	135	131
15	97	107	27	?	134	133
25	90	98	33	30	131	128
36	94	102½	27	30	129½	127
35	94	103	25	27	128	127

Anm. Über dem Strich die als männlich anzunehmenden, unter dem Strich weiblich.

vorderen Querlinienende, in den meisten Fällen etwas tiefer, so daß sie die vordere Längslinie schneidet (L) und mit ihr einen Winkel (TLR) bildet (37 mal von 50); zweimal würde der Schnittpunkt vor der Gelenkfläche liegen. Die Winkelgröße schwankt zwischen 3 und 28, die weitaus größte Zahl liegt zwischen 13 und 22 (Zahlentafel I). Die Gratlinie kommt der morphologischen Länge MARTINS am nächsten.

Von dieser Gratlinie aus wurde die Breite der Untergrätengrube und Obergrätengrube bestimmt als senkrechte Entfernung von der unteren und oberen Ecke (h^1 und h^2). Die Summe beider gibt die wirkliche (kranial-kaudale) Breite, die etwas größer ist als die morphologische Breite MARTINS (oder Höhe BROCAS). Gleichwertig diesen Einzelmaßen muß auch die Höhe des Grates gemessen werden von der tiefsten Stelle des Halses bis zu einer deutlichen Muskelmarke am unteren hinteren Schultereckrand. Diese Maße bringt Zahlentafel II, das Verhältnis von wirklicher Breite zur morphologischen Breite. Je größer der Unterschied, um so stärker die Winkelung.

Meßverfahren.

Der mit diesen Hilfslinien versehene Knochen wird zuerst so eingespannt, daß die Vorderseite nach oben sieht und der große Pfannendurchmesser mit dem Endpunkt der Längslinie am Wirbelrand in einer wagerechten Ebene liegt. Dann wurde eine Umrißzeichnung, der Aufriß, genommen mit den bezeichneten Linien, die zum Teil durch die Projektion auf eine zur wagerechten Ebene parallele Ebene verkürzt erscheinen (Fig. 1, I).

Dann wird das Schulterblatt um 90° gedreht, daß der Querdurchmesser und der Längslinienendpunkt in einer wagerechten Ebene liegen und davon der Umriß genommen, der Grundriß (Fig. 1, II).

Wieder wird der Knochen um 90° gedreht, daß die Längslinie senkrecht steht und in ihrer Halbteilungsebene der Knochenumriß gezeichnet, der Umriß der Pfanne mit Längs- und Querlinie, die scharfe Kante des Wirbelrandes, die Kuppe des Rabenschnabelfortsatzes und in gleicher Höhe der Schultereckumriß übertragen, der Seitenriß (Fig. 1, III).

An diesen drei Zeichnungen kann man die in Beziehung zu setzenden Punkte verbinden, um die Raumverhältnisse zu erkennen (Fig. 1).

Die angegebenen Linien wie die Meßart widerspricht zwar den von MARTIN in seinem Lehrbuch der Anthropologie gegebenen Anweisungen, die sich fast ausschließlich auf Punkte der Rückfläche

beziehen und damit in der Fläche bleiben; zwar versuchte H. Frey in ihrer Arbeit über das Schulterblatt eine Verbesserung zu geben, ohne jedoch bis zur Vergegenwärtigung eines Raumgebildes vorzudringen, wie Aichel bereits auf der Anatomenversammlung bemerkte, ebenso R. Fick in der Aussprache mit dem Hinweis auf die Bedeutung der Querschnitte der Schulterblattmuskeln.

Die Winkelung und die Plattenform.

Wenn man vom Körper des Knochens statt von dem Rahmenwerk des Randes ausgeht, so ist das wichtigste Kennzeichen des einzelnen Schulterblattes die Art und Weise, wie die drei Platten, die untere, die obere und die Gratplatte zusammenstoßen. Es werden dadurch drei abgerundete Winkel gebildet, die an den verschiedenen Stellen der Gratwurzel wohl verschieden sind, doch an einem mittleren Durchschnitt ein gutes Durchschnittsmaß erkennen lassen, ein besseres als es Henle beschreibt, der einzige, der überhaupt von diesen Winkeln spricht. Indem er von einem Durchschnitt nahe dem Wirbelrande ausgeht, sieht er die Vorderfläche als schwach ausgehöhlt an und die Rückfläche durch den Schultergrat geteilt, dessen »obere Fläche unter etwas weniger, die untere etwas mehr als einem rechten Winkel in die hintere Fläche des Schulterblattes übergeht«. Die Schnittlinie der dritten Ebene ergibt die drei Winkel (Fig. 2). Auf ihr treffen die drei Platten in einem kleinen dreieckigen Feldchen zusammen, von dessen Mittelpunkt sich die mittlere Richtung jeder der drei Platten festlegen läßt, die mittlere Richtung; denn die Wellenlinie der Unterplatte erfordert gleich viel von der Ober- wie Unterseite auszugleichen und die Aufbiegung der oberen Platte wird auch am besten durch eine mittlere Bogensehne ausgeglichen. Es werden dabei die verschiedene Form der Untergratplatte wie der Obergratplatte gegenwärtig. Der Unterteil, immer von der Wurzellinie des Grates aus gerechnet, ist, von der Vorderseite her betrachtet, in der Länge wie in der Breite konkav, von der Rückseite in der Länge wie



Fig. 2.
Winkelung des Schulterblattes (Nr. 16; vgl. Fig. 1) mit Angabe der Längen der unteren Hauptplatte (119 mm), der oberen Hauptplatte (27 mm), der Gratplatte (32 mm).
α Unterflächenwinkel 119° β Obergratwinkel 99° γ Untergratwinkel 142°.

in der Breite konvex; in einzelnen Fällen, namentlich bei kleinen, zierlichen Formen, ist die Breitenkrümmung durch Aufbiegung der unteren Ecke und die Längenkrümmung durch Aufwerfung des Wirbelrandes S-förmig gestaltet. Der Oberteil dagegen ist von der Vorderseite in der Länge wie in der Breite konvex, von der Rückseite dagegen konkav. Daraus folgt, daß ein Querschnitt durch den ganzen Knochen nicht einen einfachen Bogen, sondern eine S-förmige Linie oder eine Wellenlinie beschreibt.

Zahlentafel III.

Form	Nr.	Unterflächenwinkel Grad	Obergratwinkel Grad	Untergratwinkel Grad
Aufgerichtete Form	4	148	107	105
	32	146	90	124
	43	145	85	130
	22	145	91	124
	45	144	83	133
	27	142	88	130
	14	142	104	114
	10	141	95	124
	3	141	103	116
	39	140	91	129
	17	140	104	116
	12	138	103	119
	15	138	111	111
	57	137	91	132
	34	136	96	128
	20	136	94	130
	60	136	99	125
	21	136	100	124
	19	136	111	113
	36	135	95	130
	30	135	105	120
	13	134	103	123
	1	134	114	112
	11	134	113	113
	58	133	94,5	132,5
	62	133	101	126

Form	Nr.	Unterflächenwinkel Grad	Obergratwinkel Grad	Untergratwinkel Grad
	33	133	108	119
	2	132	108	120
Vorgeknickte Form	42	131	96	133
	24	130	90	140
	41	130	94	136
	9	130	97	133
	31	130	102	128
	8	130	108	122
	61	130	113	117
	23	129	91	140
	59	129	96	135
	44	129	108	123
	38	129	121	110
	26	128	93	139
	35	128	106	126
	28	127	104	129
	63	127	104	129
	40	127	106	127
	37	125	110	125
	25	124	114	122
	56	124	118	118
	16	119	99	142
	5	118	119	123
	Gorilla	146	100	114
	Schimpanse	137	82	141

Wie Zahlentafel III zeigt, hat den kleinsten Spielraum, also die geringste Veränderlichkeit mit 30° von 118—148° der Unterflächenwinkel, den größten mit 39° von 83—121° der Obergratwinkel. Ihm nahe kommt mit 38° von 105—142° der Untergratwinkel. In der Mehrzahl ($^3/_4$) der Fälle ist der Unterflächenwinkel der größte und

er scheint daher in erster Linie bestimmend für die Form zu sein. Von seiner Größe hängt es ab, ob die obere Hauptplatte vorgewinkelt erscheint oder rückgewinkelt. Als Grenze zwischen diesen Formen möchte ich eine mittlere Form von einem Schulterblattflächenwinkel von 132—134° ansehen. Ein Unterflächenwinkel über 134° macht das Schulterblatt zu einem rückgewinkelten, unter 132° zu

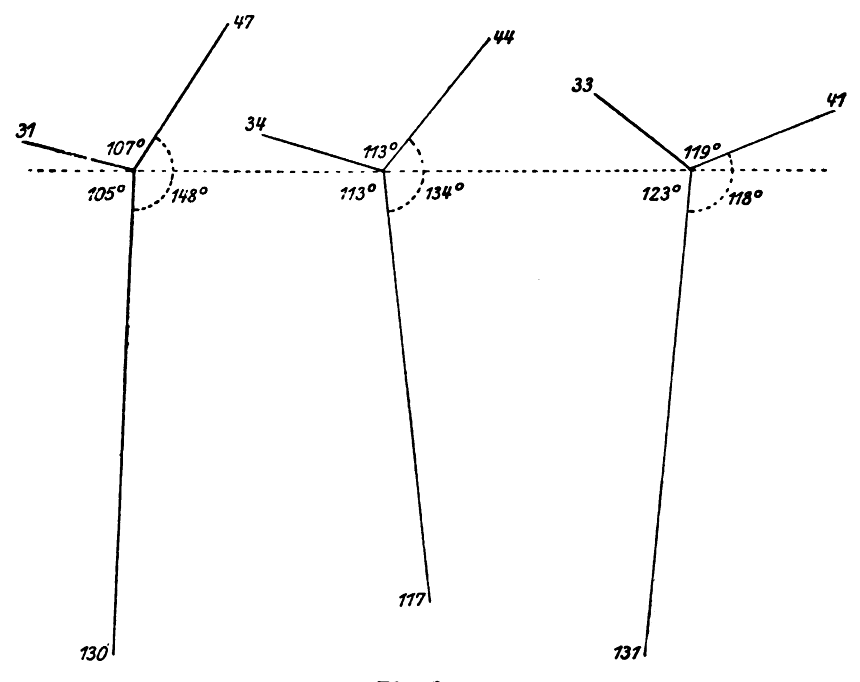


Fig. 3.
Schema der Schulterblattwinkelung.
I. Aufgerichtete Form (Nr. 4), II. Mittelform (Nr. 11), III. vorgeknickte Form (Nr. 5) ausgerichtet auf eine durch die Winkelschnittpunkte gelegte Parallele zur mittleren Längslinie (Fig. 1) die Zahlen am Ende der Strahlen geben die Länge der oberen Hauptplatte, der unteren Hauptplatte und der Gratplatte in Millimeter an.

einem vorgewinkelten, oder wie man besser sagen kann, nach dem Vorschlage R. Ficks zu einer aufgerichteten Form und zu einer vorgeknickten Form.

Außerdem zeichnet sich dieser Winkel dadurch aus, daß er meist bis beinahe zum Wirbelrand, wenn auch oft zu einem Bogen abgeflacht, erhalten bleibt; jedoch folgt der Winkel dann am Wirbelrand eigenen Gesetzen; ja oft ist an dieser Stelle der Rand aufgeworfen und damit der Winkel verdeckt, während ein eigentlicher Winkel distal der Stelle ausgebildet ist, der beim Wirbelrand behandelt werden

soll und der nicht mit diesem Unterflächenwinkel zusammengebracht werden darf.

Zahlentafel IV.

Rückgewinkelt (aufgerichtet)				Vorgewinkelt (vorgeknickt)			
Nr.	Unterflächenwinkel Grad	Obergratwinkel Grad	Untergratwinkel Grad	Nr.	Unterflächenwinkel Grad	Obergratwinkel Grad	Untergratwinkel Grad
4	148	107	105	38	129	121	110
15	138	111	111	61	130	113	117
19	136	111	113	56	124	118	118
14	142	104	114	25	124	114	122
17	140	104	116	8	130	108	122
3	141	103	116	5	118	119	123
12	138	103	119	44	129	108	123
30	135	105	120	37	125	110	125
21	136	100	124	35	128	106	126
10	141	95	124	40	127	106	127
22	145	91	124	31	130	102	128
32	146	90	124	28	127	104	129
60	136	99	125	63	127	104	129
34	136	96	128	9	130	97	133
39	140	91	129	42	131	96	133
36	135	95	130	59	129	96	135
20	136	94	130	41	130	94	136
27	142	88	130	26	128	93	139
43	145	85	130	23	129	91	140
57	137	91	132	24	130	90	140
45	144	83	133	16	119	99	142

Dagegen verschwinden der Obergrat- und der Untergratwinkel am Wirbelrand ganz durch das Niedrigerwerden des Schultergrates. Dafür empfinden wir diese beiden aber stärker von der Rückfläche des Schulterblattes aus in dem allmählichen oder schärfer abgeknickten Übergang der unteren Platte in die Gratplatte. Die »vorgewinkelte« oder vorgeknickte Form wird im allgemeinen einen allmählichen Übergang zeigen, die »rückgewinkelte« oder aufgerichtete Form einen Übergangsknick; im einzelnen wird da eine Abstufung nach der Größe der rückseitigen Winkel zum Ausdruck kommen. Ordnet man die aufgerichteten und die vorgeknickten Schulterblätter vom kleinsten Untergratwinkel zum größten fortschreitend (Zahlentafel IV), so zeigt es sich, daß mit dem Zunehmen des Untergratwinkels eine allgemeine Abnahme des Obergratwinkels stattfindet, es zeigt sich, daß unter den aufgerichteten die schärfste Abbiegung mit 105° einem rechten Winkel recht nahe kommt und der flachste Winkel 133° beträgt, dagegen bei

den vorgeknickten die Abflachung etwa 10° weiter bis zu einem Winkel von 142° vordringt. Diese Unterschiede im Ansatz des Grates sollte auch ohne Meßvorrichtung erkennbar sein.

Wenn man den Unterflächenwinkel mit α, den Obergratwinkel mit β und den Untergratwinkel mit γ bezeichnet (Fig. 2 und 3), erhält man folgende Übersicht der möglichen Fälle: drei Hauptformen, von denen jede wieder drei Unterformen hat:

Aufgerichtet	Mittelform
I: $\alpha > 134$, $\beta = \gamma$	II: $\alpha = 132—134$, $\beta = \gamma$
Ia: $\alpha > 134$, $\beta > \gamma$	IIa: $\alpha = 132—134$, $\beta > \gamma$
Ib: $\alpha > 134$, $\gamma > \beta$	IIb: $\alpha = 132—134$, $\gamma > \beta$

Vorgeknickt

III: $\alpha < 132$, $\beta = \gamma$
IIIa: $\alpha < 132$, $\beta > \gamma$
IIIb: $\alpha < 132$, $\gamma > \beta$.

Diese 9 Fälle kommen in der Tat unter den 49 untersuchten — bei einem Arm fehlt das Schulterblatt — vor, doch mit je 19 Fällen in Ib und IIIb. Dann ist IIb 5mal vertreten (Nr. 13, 2, 33, 58, 62), die anderen je 1mal. (Fall I: 15; Ia: 4; II: 11; IIa: 1; III: 56; IIIa: 38.)

Es liegt nahe, als Ursache dieser Verschiedenheit zunächst die Ausbildung der Schulterblattmuskeln anzusehen, doch wird es da noch Querschnittsbestimmungen der Muskeln bedürfen, in Beziehung zu einer bestimmten Schulterblattentwicklung. Man wird dann vielleicht unterscheiden lernen die Formung durch die fünf »Flächenmuskeln« des Schulterblattes von der Formung durch die Randmuskeln. Schwerer wird es festzustellen sein, wie weit die Form des Brustkorbes und die Gleitrichtung des Schulterblattes auf der Brustkorbkrümmung formgebend wirken. Ohne die Form des zu jedem Schulterblatt gehörigen Brustkorbes zu kennen, lassen sich da nicht einmal Vermutungen aussprechen.

Folgen nun Hakenfortsatz und Schultereck der Vorwinkelung oder der Rückwinkelung des Schulterblattkörpers? Dieses zu prüfen wurde in dem Seitenaufriß (Fig. 4) der Querdurchmesser der Pfanne als Durchmesser eines Gradkreises gebraucht, dessen Grad 90 in den langen Durchmesser fällt und die Ausdehnung von Hakenfortsatz wie Schultereck darin eingetragen. Da lag die Mitte der Ausdehnung des Hakenfortsatzes am weitesten vor auf Gradzahl 15 (Fall 24), die Vorder-

ecke des Schulterecksumrisses — sie entspricht der wichtigen Stelle des Schultereckgelenkes und wurde deswegen gewählt — am weitesten vor auf Grad 79 (Fall 16); der Hakenfortsatz am weitesten hinten auf Grad 70 (Fall 1), das Schultereck mit seiner Schultereckgelenkfläche auf Grad 132 (Fall 62). Es besteht da keine Beziehung zwischen der als vorgeknickt oder aufgerichtet bezeichneten Form, weder im allgemeinen, daß die vorgeknickten Schulterblätter hierin kleinere, die aufgerichteten Schulterblätter hierin größere Werte aufweisen, noch im einzelnen. Es stellte sich dabei jedoch eine andere Beziehung heraus, die für das Schultergewölbe gilt. Die kleine Innenfläche des Hakenfortsatzes und die große Innenfläche des Schulterecks, nicht an seinem Ende, sondern in gleicher der Gelenkfläche parallelen Ebene wie die entsprechende Stelle des Hakenfortsatzes, sind in der Regel gleich weit entfernt von der Mitte der Pfanne, so daß ein um die Pfannenmitte beschriebener Kreis beide in weitester Ausdehnung berührt. In den wenigen Fällen, wo dieses nicht der Fall ist — dreimal wurde der Hakenfortsatz nicht berührt und dreimal das Schultereck — kann es an der Wahl der Untersuchungsstelle liegen, da das Schultereck an seiner Unterfläche nicht ganz eben ist, sondern eine querlaufende Verdickung zeigt. Bei Fällen mit Schliffflächen lagen diese am äußersten Ende in einer Ebene, die bei dem eingestellten Schulterblatt den Hakenfortsatz nicht berührt. Man kann daher mit größtem Recht von einer »großen Pfanne«, einem Gewölbe, dem Fornix humeralis v. LUSCHKAS, sprechen, in die sich auch das Schlüsselbein in gleicher Flucht einfügt. Der Halbmesser schwankt zwischen 25 und 39 mm, und an späterer Stelle soll gezeigt werden, daß auch eine gewisse Übereinstimmung mit der Größe des Oberarmkopfes vorhanden ist. Der Bogenwert umfaßt 109—168°, also einen viertel bis beinahe einen halben Kreisbogen; der Durchschnitt dürfte $^2/_3$ eines Kreises betragen. Ein ähnliches Verhalten zeigt der Gorilla, nur reicht sein Hakenfortsatz sehr weit nach hinten, ein abweichendes Verhalten der Schimpanse, dessen Hakenfortsatz so nahe an die Gelenkfläche herantritt, daß ein in das Gewölbe hineingeschriebener

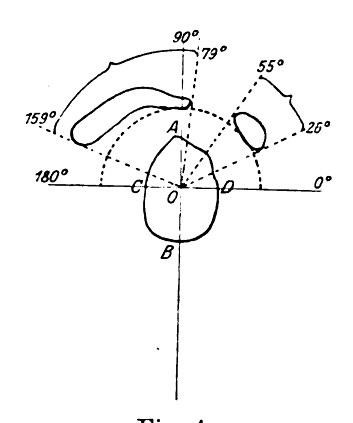


Fig. 4.
»Kleine Pfanne« und »Große Pfanne« des Schulterblattes Nr. 16 in Seitenaufriß. Bogenwert 26—159° (133°).

Kreis seinen Mittelpunkt nahe dem hinteren Pfannenrand finden müßte. Welche Folgerungen daraus für die Armhaltung und -bewegung zu ziehen sind, bedarf noch der Untersuchung.

Zahlentafel V.

Pfannengewölbe nach der Lage der Schultereckgelenkfläche geordnet.

Nr.	Haken Grad	Schultereck Grad	Bogenwert Grad	Radius mm	Nr.	Haken Grad	Schultereck Grad	Bogenwert Grad	Radius mm
16	26—55	79—159	133	25	41	30—58	115—166	136	26
4	24—54	90—156	132	35	35	39—64	115—170	131	27
28	34—57	90—162	128	30	21	31—52	116—166	135	27
43	30—60	98—159	129	31	32	25—47	116—172	147	30
5	24—58	100—168	144	33	14	32—51	118—163	131	30
39	22—43	101—157	135	29	61	28—55	118—166	138	39
44	20—70	102—160	140	30	57	35—56	119—169	134	32
10	33—76	103—177	144	30	19	29—50	120—176	147	31½
13	34—62	104—173	139	31	26	27—54	120—180	153	30
3	28—70	104—178	150	30	60	15—42	122—166	151	33½
59	22—45	105—170	148	32	40	40—69	122—180	140	29
11	40—74	107—158	118	30	63	28—54	123—164	136	28½
45	24—52	107—162	138	25	36	39—60	124—157	118	29½
8	19—48	108—170	151	30	31	25—46	124—168	143	28
34	25—56	109—161	136	27	12	27—56	124—168	141	30
27	15—44	109—176	161	25	25	35—61	125—170	135	27
58	26—51	110—144	118	32	42	36—60	126—172	136	26
9	38—55	110—168	130	31	24	0—30	126—174	174	25
1	52—88	110—170	118	36	30	22—48	127—180	168	30
22	40—61	111—149	109	30	33	34—55	130—176	142	31
56	23—46	111—162	139	33	38	23—49	130—180	157	30
2	20—67	114—173	153	32	17	27—51	130—180	153	27
37	35—56	115—157	122	30	20	31—58	131—176	145	31
23	25—54	115—167	142	27	62	38—60	132—187	149	26½

Stellung der Gelenkfläche.

Es ist nun die Gelenkfläche in verschiedener Weise gegen die Schulterplatte geneigt; Martin bemerkt dazu, daß genaue Bestimmungen und Angaben darüber bis jetzt noch fehlen. Hier spielt als ein neuer Formungseinfluß das Schultergelenk mit dem Oberarmkopf hinein; hat doch Fick an Versuchen am Hund gezeigt (Akad. der Wissensch. vom 27. Juli 1921), wie die Form der Körperteile von äußeren mechanischen Einflüssen abhängig ist.

Die Pfanne kann in dreifacher Weise gegen den Körper des Schulterblattes verschieden eingestellt sein:

1. Um eine quere Achse, die den langen von oben nach unten verlaufenden Pfannendurchmesser in seiner Mitte rechtwinklig schneidet, kann die Pfanne nach oben oder unten geneigt sein.

2. Um eine Längsachse, entsprechend dem langen Pfannendurchmesser, kann sie nach vorn oder hinten geneigt sein.

3. Um eine senkrechte Achse, auf dem Schnittpunkt beider Durchmesser, kann sie vorwärts oder rückwärts gedreht sein, vorwärts vom Schulterblattkörper aus im Sinne der Pronation, rückwärts im Sinne der Supination.

Die Drehung der Pfanne. (Fig. 5.)

Die Drehung wird im Seitenaufriß zum Ausdruck kommen durch den Winkel, den der senkrechte große Pfannendurchmesser mit der

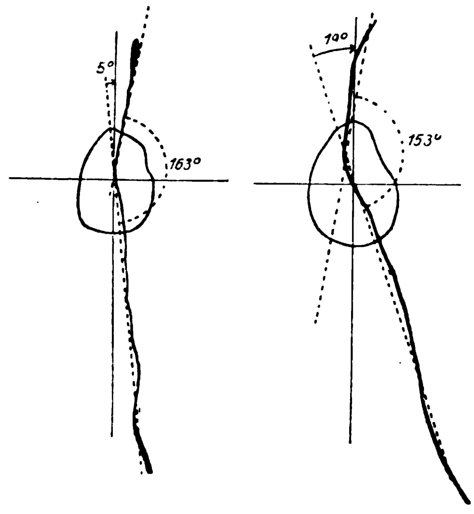


Fig. 5.

Pfanne mit großem und kleinem Durchmesser und Wirbelrand in Seitenaufriß. Winkel zwischen der Richtung der unteren Hauptplatte und der senkrechten durch den großen Pfannendurchmesser. Der obere Pol der Pfanne A erscheint gegen die Plattenrichtung nach vorn gedreht, proniert.

I. Schulterblatt Nr. 16 (vgl. Fig. 1) Pronation von 5°, Flächenwinkel 163°.

II. Nr. 30 Pronation von 19°. Flächenwinkel 153°.

Hauptrichtung des Wirbelrandes bildet, soweit er der unteren Platte angehört; denn nur diese verläuft in dieser Ansicht in einer annähernd geraden Strecke und biegt an der Gratwurzel, und zwar in der Nähe der unteren Lippe, nach vorn in einen stumpfen Winkel um; bisweilen ist der Winkel zu einem Bogen abgeflacht; man kann ihn den Flächenwinkel des Wirbelrandes nennen.

Gemessen wurde (Zahlentafel VI) ein Verdrehungswinkel bis 19° im Sinne der Pronation, dreimal war der Verdrehungswinkel = 0 und dreimal war eine geringe Supination zu verzeichnen.

Der Flächenwinkel des Wirbelrandes, bei Bogenform an der Sehne des Bogens gemessen, schwankte zwischen 133 und 180°; war er kleiner als der Komplementwinkel des Verdrehungswinkels, kreuzte der obere Plattenteil die Pfannensenkrechte; war er gleich dem Komplementwinkel (Nr. 9, 10), lief der obere Teil des Wirbelrandes gleichgerichtet dem langen Pfannendurchmesser; war er größer, wurde die Pronation auch im oberen Teile deutlich.

Zahlentafel VI.

Nr.	Verdrehungswinkel Grad	Flächenwinkel Grad	Nr.	Verdrehungswinkel Grad	Flächenwinkel Grad	Nr.	Verdrehungswinkel Grad	Flächenwinkel Grad
17	19	153	62	12	165	61	5	153
30	19	153	12	11	160	16	5	168
9	19	161	58	11	146	19	4	165
13	18	153	2	10	180	38	4	151
11	16	136	63	10	153	59	4	158
26	16	158	40	9	168	32	3	+140[1] / —157
33	16	135	20	8	149			
56	15	149	22	8	153	8	2	139
21	15	135	1	7	167	28	2	155
35	14	163	4	7	148	24	2	170
14	14	132	41	7	155	25	0	133
3	14	173	57	7	167	39	0	165
23	13	133	5	6	135	43	0	159
45	13	154	44	6	158	15	—1	180
10	12	168	31	5	145	60	—1	152
34	12	153	36	5	160	27	—5	166
42	12	139	37	5	157			

Die Seitenneigung der Pfanne. (Fig. 6.)

Zur Feststellung der Pfannenneigung um die Längsrichtung wird die Lage des Schulterblattes bestimmt durch eine senkrechte Ebene, die durch die obere und untere Pfannenmitte gelegt ist und durch den Schnittpunkt der auf der Mitte dieser Linie errichteten Senkrechten mit dem Wirbelrande. Sie bilden ein gleichschenkliges Dreieck mit dem langen Pfannendurchmesser als Grundlinie und der auf ihr errichteten Höhe; zweitens durch eine wagerechte Ebene, die durch

[1] 2 Winkel in entgegengesetzter Richtung.

diese Höhe (= der inneren Längslinie) und die beiden seitlichen Pfannenrandmitten gelegt ist. Die Umrißfigur des Schulterblattes in dieser zweiten Ebene wird mit dem Parallelographen übertragen. Es liegen dabei obere und untere Pfannenmitte senkrecht übereinander. Dann bilden die Verbindungslinie der seitlichen Pfannenrandmitten mit der mittleren Pfannenachse zwei Winkel, die entweder beide rechte Winkel sind: es besteht keine Neigung nach vorn oder hinten; oder der vordere ist kleiner: die Gelenkfläche ist nach vorn geneigt; oder der hintere ist kleiner: die Gelenkfläche ist nach hinten geneigt. Die Neigung nach hinten scheint zu überwiegen, wie ja auch MARTIN darauf hinweist, daß die Gelenkfläche an den Bruchstücken von Neandertal und Spy bedeutend mehr dorsalwärts sieht.

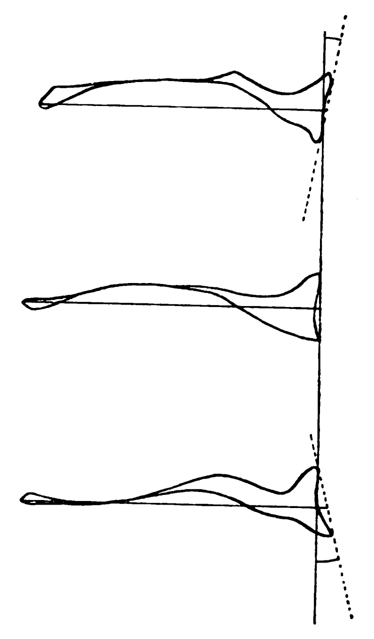


Fig. 6.
Seitenneigung der Pfanne.
Nr. 25 9° vorwärts, Nr. 15 0°, Nr. 22 16° zurück.

Zahlentafel VII.
Seitenneigung der Pfanne des Schulterblattes.

Vorneigung		Ohne Seitenneigung		Rückneigung			
Nr.	Grad	Nr.	Grad	Nr.	Grad	Nr.	Grad
25	9	2	0	22	16	19	5
34	8	8		41	12	37	5
28	7	15		23	9	5	4
35	7	36		9	8	12	4
1	5	38		20	8	27	4
31	5	39		10	7	43	4
44	4	42		14	7	61	4
21	3	60		30	7	24	3
16	2			32	7	3	2
33	1			11	6	13	2
40	1			45	6	58	2
4	1/2			56	6	26	1
				59	6	57	1
				63	6	62	1
				17	5		

Unter 12 vorgeneigten Fällen, wie Zahlentafel VII zeigt, finden sich Werte bis 9°, unter 29 rückgeneigten Fällen sind in der Hauptsache die gleichen Werte vertreten, doch kommen da auch Neigungen von 12 und 16° vor; 8 Fälle zeigen gar keine Seitwärtsneigung. So findet sich die Rückneigung nicht nur in der größeren Mehrzahl, sondern zeigt auch höhere Werte. Die Neigung ist gar nicht gering und dürfte durch die Pfannenlippe nur mangelhaft ausgeglichen werden. Fick gibt wohl an, daß die Gelenklippe verschieden stark ausgebildet und besonders im unteren Teile schwach ist; es bedarf aber noch der Untersuchung, ob entsprechend der Neigung der hintere oder vordere Umfang stärker ausgebildet ist.

Die Höhenneigung. (Fig. 1.)

Zur Feststellung der Neigung um die quere Pfannenrichtung wird die Lage des Schulterblattes bestimmt 1. durch das senkrecht gestellte Dreieck, dessen Grundlinie die Verbindung der beiden seitlichen Pfanmenrandmitten (CD) ist und dessen Spitze im Schnittpunkt der von der Mitte der Grundlinie gedachten Längslinie mit dem Wirbelrand liegt (R); 2. durch das wagerecht liegende Dreieck (ABR), gebildet durch die obere und untere Pfannenrandmitte und den Endpunkt der Längslinie an den Wirbelrand. In letzterem Dreieck in seiner Übertragung auf eine parallele Ebene bildet seine Pfannenlinie (AB) mit der beiden Ebenen gemeinsamen Schnittlinie, der Längslinie (OR), zwei Winkel, von denen entweder jeder gleich einem Rechten sein kann: die Pfanne ist weder nach oben noch nach unten geneigt; oder der obere ist kleiner: die Pfanne steht kopfwärts geneigt; oder der untere Winkel ist kleiner: die Pfanne steht nach unten geneigt.

Es sind nur kleine Werte bis 7° und stehen 30 Abwärtsneigungen 10 Aufwärtsneigungen gegenüber. Ohne Neigung in dieser Richtung sind nur 9 (Zahlentafel VIII).

In welcher Weise die Neigungen in beiden Richtungen verbunden sind, zeigt Zahlentafel IX.

Eine Neigung haben nur 17, und zwar nach vor 4, zurück 5, aufwärts 2, abwärts 6. Zwei Neigungen 32, und zwar vor-aufwärts 3, vor-abwärts 5, zurück-aufwärts 5 und zurück-abwärts 19.

Unter der Voraussetzung einer einseitigen Neigung bilden körperlich gesehen die obere und die untere und die beiden seitlichen Pfannenrandmitten die Eckpunkte der Grundfläche einer Pyramide, deren Spitze im Schnittpunkte des Wirbelrandes mit der Höhe liegt, die

Zahlentafel VIII.
Neigung der Schulterblattpfanne um die quere Achse.

Abwärts geneigt						Ohne Neigung	Aufwärts geneigt	
Nr.	Grad	Nr.	Grad	Nr.	Grad	Grad	Nr.	Grad
61	7	23	4	8	2	3	45	6
17	6	30	4	25	2	4	32	5
43	6	59	4	26	2	5	24	4
15	5	22	3	60	2	11	42	$3^1/_2$
16	5	36	3	9	1	20	13	3
27	5	37	3	10	1	31	34	$2^1/_2$
58	$4^1/_2$	39	3	12	1	35	33	2
1	4	44	3	19	1	40	41	2
14	4	56	3	57	1	62	28	1
21	4	2	2	63	1		38	1

Zahlentafel IX.
Neigung und Verdrehung der Gelenkfläche.

Nr.	Vor	Zurück	Aufwärts	Abwärts	Pronat. Grad	Supinat. Grad	Nr.	Vor	Zurück	Aufwärts	Abwärts	Pronat. Grad	Supinat. Grad
1	5	—	—	4	7	—	29	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	2	10	—	30	—	7	—	4	19	—
3	—	2	—	—	14	—	31	5	—	—	—	5	—
4	$^1/_2$	—	—	—	7	—	32	—	7	5	—	3	—
5	—	4	—	—	6	—	33	1	—	2	—	16	—
8	—	—	—	2	2	—	34	8	—	$2^1/_2$	—	12	—
9	—	8	—	2	19	—	35	7	—	—	—	14	—
10	—	7	—	1	12	—	36	—	—	—	3	5	—
11	—	6	—	—	16	—	37	—	5	—	3	5	—
12	—	4	—	1	11	—	38	—	—	1	—	4	—
13	—	2	3	—	18	—	39	—	—	—	3	—	—
14	—	7	—	4	14	—	40	1	—	—	—	9	—
15	—	—	—	5	—	1	41	—	12	2	—	7	—
16	2	—	—	5	4	—	42	—	—	$3^1/_2$	—	12	—
17	—	5	—	6	19	—	43	—	4	—	6	—	—
18	—	—	—	—	—	—	44	4	—	—	3	6	—
19	—	5	—	1	4	—	45	—	6	6	—	13	—
20	—	8	—	—	8	—	56	—	6	—	3	15	—
21	3	—	—	4	15	—	57	—	1	—	1	7	—
22	—	16	—	3	8	—	58	—	2	—	$4^1/_2$	11	—
23	—	9	—	4	13	—	59	—	6	—	4	4	—
24	—	3	4	—	2	—	60	—	—	—	2	—	1
25	9	—	—	2	—	—	61	—	4	—	7	5	—
26	—	1	—	2	16	—	62	—	1	—	—	12	—
27	—	4	—	5	—	5	63	—	6	—	1	10	—
28	7	—	1	—	2	—							

einmal auf der langen Diagonale errichtet ist, das andere Mal auf der kurzen Diagonale. Man kann nun die Spitze der Pyramide als feststehend ansehen, dann ändert sich bei der Seitenneigung die Stellung der Grundfläche um die lange Diagonale. Man kann aber auch die Grundfläche als gebunden ansehen, dann wird die Spitze über einer nach vorn geneigten an den Rumpf herangedrückt, bei einer Neigung nach hinten vom Rumpfe abgehoben. Im Falle der Höhenneigung kann ebenso statt der Neigung der Gelenkfläche nach oben oder unten die Spitze der Pyramide und damit der untere Schulterblattwinkel gesenkt oder der obere Schulterblattwinkel gehoben werden. Bei diesen Betrachtungen ist noch nicht die Lage des Wirbelrandes in seiner Beziehung zur Gelenkfläche erfaßt worden. Diese erschließt sich aus dem Winkel, den der Wirbelrand mit der auf der Längslinie in ihrem Schnittpunkt mit dem Rande errichteten Senkrechten bildet. Von diesem Winkel ist der Winkel der Aufwärtsneigung der Gelenkfläche zuzuzählen, der Winkel der Abwärtsneigung abzuziehen.

Der Wirbelrand (Margo medialis s. vertebralis).

Der Wirbelrand bildet keine gerade Linie, sondern zeigt regelmäßig einen mehr oder weniger abgerundeten Winkel in der Schulterblattebene an der Stelle der oberen Lippe des Gratansatzes. Zum Unterschied von dem an der unteren Lippe des Grates in senkrechter Richtung dazu erwähnten »Flächenwinkel« soll er als »Randwinkel« bezeichnet werden. Henle hat beide Winkel gesehen, wenn er schreibt: »Der mediale Rand stellt eine schwach konvexe oder eine gebrochene Linie dar, welche bis zur Grenze des oberen und zweiten Vierteils median- und vom zweiten Viertel an lateralwärts von der Vertikalen abweicht, so daß bei ruhiger Haltung des Armes der untere Winkel meist etwas weiter als der mediale obere von der Mittellinie des Rückens entfernt ist«. Auch in der Abbildung sind die beiden Winkel angedeutet. Nur entging ihm, daß beide in verschiedenen Ebenen liegen.

Dasselbe gilt für Kollerts Beschreibung der Skapula mit »annähernd S-förmig gekrümmten Rand«: Man findet hierbei am vertebralen Rand unterhalb der Spina eine kurze Konkavität, die weiter unten in eine längere Konvexität, und zwar in einzelnen Fällen ziemlich scharf, übergeht (1912).

Nur wenn man an diesen Randwinkel denkt, für den der Name Angulus medialis richtig wäre; denn der Gegenpol zu einem Angulus

inferior kann nur ein Angulus superior sein — dann ist die Angabe des LANGERschen Lehrbuches wenigstens für einen Teil der Fälle richtig, daß der Margo axillaris der längste der Ränder ist, während HYRTL wie MERKEL dasselbe vom Margo vertebralis behaupten. Dieser Randwinkel, wenn auch oftmals abgerundet, ist immer durch die Richtungsänderung zur oberen Ecke zu erkennen und gemessen an der Sehne seines Bogens in Zahlentafel X angeführt.

Zahlentafel X.

Nr.	Schräg-winkel Grad	Oberer Randwinkel Grad	Unterer Randwinkel Grad	Nr.	Schräg-winkel Grad	Oberer Randwinkel Grad	Unterer Randwinkel Grad
11	26	127	163	5	5	137	—
45	25	153	152	57	5	151	—
4	22	147	156	63	4	156	—
32	22	151	156	23	4	150	—
12	15	149	155	26	4	156	—
36	15	144	166	59	4	138	—
24	14	146	167	60	4	136	168
1	14	145	162	14	3	147	—
42	$12^1/_2$	140	169	15	3	144	—
8	11	132	—	19	3	127	—
9	11	135	163	61	3	135	154
27	11	146	153	33	2	140	—
43	11	140	—	41	2	145	—
42	11	140	169	16	1	137	158
30	10	156	160	37	1	149	—
56	10	130	162	31	0	134	—
38	9	146	—	40	0	138	—
28	9	147	—	58	$-^1/_2$	138	—
2	8	142	162	10	−1	130	—
20	8	135	158	25	−2	144	—
21	8	140	159	17	−2	134	—
44	8	154	166	3	−3	126	—
34	$7^1/_2$	146	—	39	−3	137	—
35	7	152	—	22	−3	140	—
				13	−4	123	—

Es verläuft nun, nach Abzug des Neigungswinkels der Gelenkfläche nach unten, nach Zuzählung des Neigungswinkels nach oben, in 2 Fällen von 49 der Wirbelrand mit seinem unteren geraden Anteil in der senkrechten Richtung, also der Gelenkflächenebene gleichgerichtet. In der größeren Zahl der Fälle (41) weicht die untere Ecke medialwärts ab (Vorzeichen +), in einer kleineren Anzahl lateralwärts (Vorzeichen —). Es ist aber nicht so, wie RANKE (Arch. f.

Anthr. 1904; Korrespondenzbl. 11/12) angibt, nach dem der Rand mit der Gelenkflächenebene einen Winkel von 3—4° bildet, sondern der größte hier gefundene Winkel betrug 26, der kleine — 4°.[1] Bei einem Winkel von 26° müßte die untere Schulterblattecke bei senkrechter Stellung der Gelenkfläche der Wirbelsäule recht nahe kommen, wenn nicht in den Fällen mit einem großen Winkel die Randlinie ein zweites Mal in derselben Ebene gebrochen wäre an einer weit unter den Gratlippen gelegenen Stelle. Diese Form mit doppelt ge-

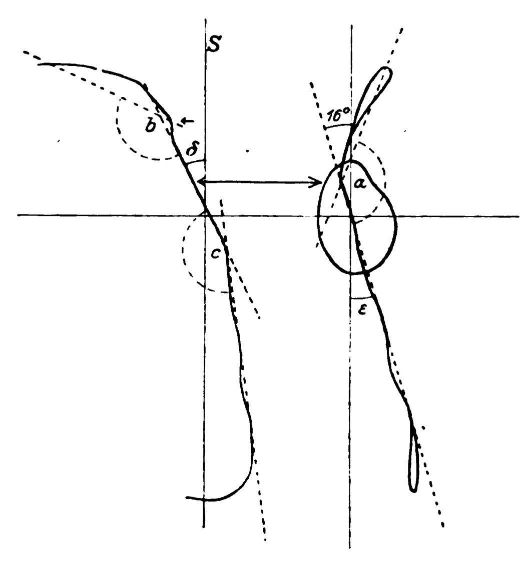


Fig. 7.

Wirbelrand im Aufriß und Seitenriß.

S die mit dem großen Pfannendurchmesser gleichgerichtete Senkrechte bildet mit dem Wirbelrand den Winkel $\delta = 26°$, *a* Flächenwinkel im Seitenaufriß 142° an der Stelle der unteren Gratlippe. *b* oberer Randwinkel 141° an der Stelle der oberen Gratlippe, *c* unterer Randwinkel 162° im Gebiet der unteren Hauptplatte, *ε* Verdrehungswinkel zwischen Hauptrichtung des Wirbelrandes der unteren Platte mit dem senkrechten Pfannendurchmesser 16°.
Stelle der unteren Gratlippe ←——→, der oberen Gratlippe ←.

brochenem Wirbelrand ist bisher zu wenig berücksichtigt worden, Schräg verlaufende Ränder, die mit der Senkrechten Winkel über

---

[1] Nach Abschluß der Untersuchung kommt mir die Arbeit von GORDON HARROWER: Mechanical Considerations in the scapulohumeral articulation (Journal of Anatomie, 1924, Bd. 58) in die Hände, der die Neigung der Gelenkfläche zu einer auf dem Wirbelrand senkrechten Linie bestimmt. Er findet in einem Fall einen Winkel von 67°, der einer Neigung des Wirbelrandes gegen die Gelenkflächenebene von 23° entspricht. Seine Meßart ist nur für die Fälle brauchbar, in denen der Wirbelrand gerade verläuft und muß in den Fällen versagen, wo dieser selbst eine mehrfach gebrochene Linie bildet.

11° bilden, sind bei den vorliegenden Schulterblättern immer durch einen unteren Randwinkel — bisweilen abgerundet — ausgezeichnet. Dieser findet sich aber nicht nur bei den hohen Werten, sondern kommt gelegentlich auch bei einer geringeren Randschrägstellung vor.

So müssen am Wirbelrand drei Winkel unterschieden werden (Fig. 7), ein Flächenwinkel an der unteren Lippe des Grates in einer zur Schulterblattplatte senkrechten Ebene (*a*), ein oberer Randwinkel an der oberen Lippe des Schultergrates (*b*) und ein unterer Randwinkel im Bereich der unteren Platte (*c*), beide in der Schulterblattebene. Der zweite kann fehlen, findet sich aber nach den vorliegenden Fällen beinahe in der Hälfte der Fälle.

Da beim Schimpansenschulterblatt auch ein Schrägwinkel (Wirbelrand-Gelenkflächenebene) gemessen wurde von 30°, jedoch ohne mit einem unteren Randwinkel verbunden zu sein, so daß der Wirbelrand im ganzen schräg verläuft, haben wir vielleicht in der schrägen Form die Übergangsform zu den Anthropomorphen und der untere Randwinkel wäre nur eine menschliche Anpassung. Dann könnte man diese Schulterblattform als rückschrittlich bezeichnen gegenüber der fortschrittlich zu nennenden Form mit gleichgerichtet der Gelenkfläche verlaufendem Wirbelrand.

Ein Unterschied der beiden Körperseiten oder des Geschlechts war nicht nachweisbar. Lassen sich aber nun die beiden Formen auch beim Lebenden nachweisen?

Es darf wohl angenommen werden, daß die Gelenkfläche in ihrem langen Durchmesser in der Ruhehaltung bei gesenkten Armen annähernd senkrecht steht, während der Wirbelrand durchaus nicht immer in dieser Haltung gleichgerichtet der Wirbelsäule verläuft, wie es gewöhnlich dargestellt wird.

Eine vorläufige Untersuchung von 23 Primanern und 42 Sextanern gab folgenden Befund (den Herren Turnlehrern Westphal und Lange sei an dieser Stelle ebenso wie der Schulleitung gedankt): Wie die Reihe der Dornfortsätze der Wirbelsäule, so ist auch der Wirbelrand des Schulterblattes in jedem Falle in diesem Alter fühlbar und mit großer Genauigkeit namentlich bei Unausgewachsenen in seiner Richtung und Form durch Farbstift zu bezeichnen. Bei gerader Ruhestellung mit herabhängenden Armen fand sich unter den 42 Sextanern 26mal symmetrische Schulterblatthaltung, 32mal mit gleicher Richtung, doch mit stärkerer oder geringerer Neigung, unter den 23 Primanern 11mal symmetrische Schulterblatthaltung.

Im einzelnen fanden sich unter den Sextanern die Schulterblätter
11mal beiderseits senkrechter Wirbelrand,
19mal untere Ecke beiderseits auswärts gerichtet,
5mal untere Ecke beiderseits einwärts gerichtet,
6mal (5mal links, 1mal rechts) einseitig senkrechter Wirbelrand; 4mal einseitig untere Spitze auswärts, 2mal untere Spitze einwärts.

Unter den 23 Primanern fanden sich 11 gleichsinnig gerichtete. Von ihnen sind unter den 9 mit senkrecht stehenden Wirbelrändern nur 4 auf beiden Seiten gleich weit von der Wirbelsäule entfernt; 1mal der untere Winkel auswärts gestellt bei stark bogenförmigem (vermutlich 2mal gebrochenem) Wirbelrand, 1mal der untere Winkel einwärts gestellt. 12 zeigen asymmetrische Schulterblätter; darunter 5mal rechts senkrecht mit links einwärts gerichtetem Schulterblatt; 6mal (5mal rechts und 1mal links) das eine senkrecht, das andere auswärts gerichtet; 1mal war das rechte einwärts, das linke auswärts gerichtet. Wie weit mit der verschiedenen Stellung bei äußerlich gleicher Körperhaltung ein verschiedener Neigungswinkel zwischen Wirbelrand und Gelenkflächenebene verbunden ist, bedarf noch der Feststellung.

Ohne ein endgültiges Urteil abgeben zu wollen, wofür die Zahl zu klein ist, fällt zunächst auf die größere Regelmäßigkeit der Schulterblattstellung bei den Sextanern, die großen Verschiedenheiten auf beiden Seiten bei den Primanern und machen sich wohl da schon die Folgen schlechter Sitzhaltung und einseitigen Büchertragens bemerkbar. Dann fällt bei den Sextanern die größere Zahl der auswärts gestellten unteren Schulterblattwinkel auf; es kann das auf die fehlende Epiphyse des unteren Winkels zurückgeführt werden. Die einwärts gerichteten Schulterblätter der Sextaner würden durch Ausbildung dieser Epiphyse in späteren Jahren noch stärker einwärts gerichtet erscheinen. Daß der nach innen stehende untere Schulterblattwinkel bei Sextanern das flügelförmige Abstehen bei Bewegungen begünstigt, konnte beobachtet werden. Von Einzelheiten fand sich bei drei Sextanern eine beiderseitige Scapula scaphoides, bei einem Primaner ein stark bogenförmiger, sehr schräg stehender Wirbelrand. Das Auftreten dieser Form müßte man nach dem Leichenmaterial für stärker halten; die Gründe liegen vielleicht in dem ausgesuchten Personenkreis und der jugendlichen Muskelausbildung.

Die Untersuchungen am Lebenden verschiedener Herkunft müssen noch unter Nachprüfung der Gelenkstellung am Röntgenschirm fort-

gesetzt werden, könnten sie doch bei Schulkindern sich als ein Warnungssignal beginnender Schiefheit herausstellen und auch der Neigungsgrad dürfte zu erfassen sein, der im mittleren Drittel des Randes bis 2 cm beträgt. Hier galt es nur festzustellen, daß das senkrecht stehende Schulterblatt durchaus nicht das Feld allein beherrscht. (Unter 46 Schulterblättern der Primaner 29 senkrechte und 17 schiefstehende.)

Die Untersuchungen des Schulterblattes am Lebenden legten den Gedanken nahe, die anderen untersuchten Schulterblätter auch in Beziehung zu ihren einstigen Trägern zu setzen, wozu die zugehörigen Oberarme verhelfen können.

Zahlentafel XI.

Nr.	Männerarme rechts			Nr.	Männerarme links			Nr.	Weiberarme rechts			Nr.	Weiberarme links		
	Pfannen-höhe	Pfannen-breite	rad.		Pfannen-höhe	Pfannen-breite	rad.		Pfannen-höhe	Pfannen-breite	rad.		Pfannen-höhe	Pfannen-breite	rad.
61	41	28	39	58	40	28	32	15	34	25	28	1	32	24	36
44	36,5	26	30	60	40	28	33½	57	32	24	32	28	35	23	30
56	40	26	33	33	38	25	31	16	34	25	25	17	36	25	27
20	37,5	31	31	5	41	30	33	62	32	23	26½	39	32	23	29
11	36	27	30	30	39	28	30	19	32	24	31½	14	35	22	30
4	41	34	35	13	36	26	31	37	32	26	30	3	35	25½	30
40	38	25	29	38	38	27	30	12	32	23	30	10	34	25	30
59	37	28	32	32	36	26	30	35	30	23	27	25	30	22	27
				45	35	25	25	43	32	23	31	22	33	23½	30
				2	37	28	32	36	32	24	29½	41	33½	22	26
								21	31	22	27	23	33	22	27
								9	32	22	31	31	31	20	28
								27	31	20	25	42	31	22	26
												34	30	21	27
												26	32	22	30
												63	30	23	28½
				8	34	25	30					24	32½	17	25

Nach den Angaben von Dwight ist die Größe des langen und des kurzen Durchmessers des Oberarmkopfes ein Geschlechtsmerkmal mit den Grenzwerten für den langen Durchmesser von 45—46 mm und für den kurzen Durchmesser von 41—42°. Wie bei der Untersuchung der Oberarmbeine ausgeführt wird, sind danach 8 rechte und 11 linke männliche (darunter ein Fall Nr. 8 nicht mit Sicherheit) von 14 rechten und 18 linken weiblichen Armen zu unterscheiden. Bildet der Oberarmkopf ein Geschlechtsmerkmal nach seiner Größe,

so müßte es auch möglich sein, nach den zugehörigen Pfannen das Geschlecht zu unterscheiden: Zahlentafel XI gibt die Übersicht. Danach sind vom langen Pfannendurchmesser die Größen 34—36 mm, vom kurzen Durchmesser 25 und 26 mm beiden gemeinsam, wären also als Grenzwerte anzusehen. Durchmesser über 36 mm und über 26 mm sind männlich; Durchmesser unter 34 mm und 25 mm sind weiblichen Schulterblättern eigentümlich.

Weniger deutlich ist eine Trennung nach der Größe des Halbmessers der »großen Pfanne« (Zahlentafel XI mit rad. bezeichnet).

Die Annahme der Geschlechtsbestimmtheit ist nun an den einzelnen Maßen nachzuprüfen. Da zeigt sich in Zahlentafel II der nach der wirklichen Breite (dem kranial kaudalen Maß, gewonnen aus der Summe der Plattenbreiten) geordneten Schulterblätter, daß alle bis zur Gesamtbreite von 157 mm männliche Herkunft vermuten lassen, während die morphologische Breite Martins kein so klares Bild gibt. Es ist das eine Frage, die an nachweislich männlichen und weiblichen Schulterblättern nachgeprüft werden muß.

Die Winkelung des Schulterblattkörpers, die Halbmessergröße der »großen« Pfanne, die Neigungen der Gelenkpfanne, die Verdrehung der Pfanne, die Gestaltung des Wirbelrandes gestatten dagegen keine Vermutungen über Geschlechtsunterschiede. Darüber wie über Rassenunterschiede könnte nur eine weit größere Anzahl Auskunft geben.

(Aus dem Anatomischen Institut zu Lund.)

Stammen die Säugetiere von Kragenflagellaten?

Von

Ivar Broman,
Lund (Schweden).

Mit 14 Textfiguren.

(Eingegangen am 15. Oktober 1925.)

Nach dem von PLATE (1922) in seiner »Allgemeinen Zoologie und Abstammungslehre« gegebenen hypothetischen Stammbaum der irdischen Lebewesen stammen alle mehrzelligen Geschöpfe — sowohl Metaphyten wie Metazoen — von flagellaten Algen. Von diesen ging, nach demselben Autor, der Entwicklungsweg der werdenden Metazoen dann weiter zunächst über flagellate Tiere und dann über Amöben. Nach dieser — auch früher von anderen Autoren ausgesprochenen — Auffassung haben also die Tiere während ihrer Phylogenese ein relativ sehr langes Flagellatenstadium durchgemacht, indem sie sowohl vor wie nach der Tierwerdung Flagellaten waren.

Allgemein nimmt man ja an, daß das Meer die Urheimat des Lebens war, und daß auch die Phylogenese der mehrzelligen Tiere sich während sehr langer Zeitperioden ganz und gar im Meer abspielte. Und daraus erklärt man die Tatsache, daß nicht nur die wirbellosen Meerestiere, sondern auch die Landwirbeltiere noch heute eine Körperflüssigkeit besitzen, in welcher Kalium, Natrium und Calcium ungefähr in demselben Verhältnis zueinander angetroffen werden wie im Meerwasser (vgl. PLATE, 1922, S. 32).

In ähnlicher Weise kann man aber — mit ebensoviel Recht — auch die Tatsachen, daß bei allen Metazoen bis zum Menschen hinauf noch sowohl amöba- wie flagellatähnliche Zellen gebildet werden,

dadurch erklären, daß die Metazoen wahrscheinlich alle in ihrer Phylogenese sowohl ein Amöba- wie ein Flagellatenstadium durchgemacht haben.

Daß die Samenfäden der Tiere eine große Ähnlichkeit mit den Infusorien (und speziell den Flagellaten) zeigen, wurde schon früh beobachtet und führte bekanntlich zu der irrigen Auffassung, die

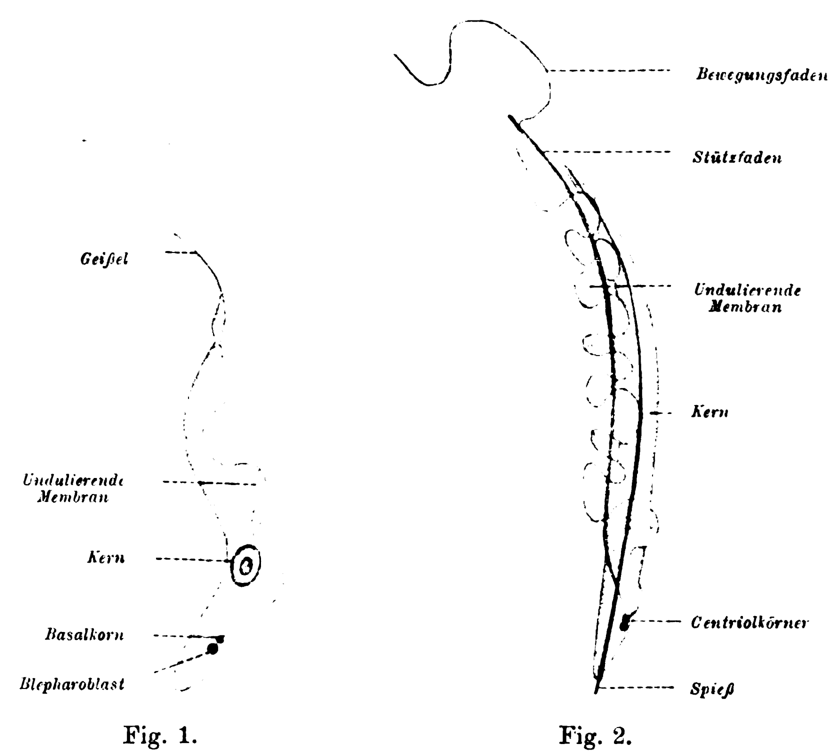


Fig. 1.

Trypanosoma brucei. Erreger der afrikanischen Viehseuche Nagana oder Tsetseseuche. Nach KÜHN (1922).

Fig. 2.

Spermium von Bombinator igneus. Nach BROMAN (1900).

Samenfäden seien nur parasitierende Tierchen. Dieser Irrtum, der den Namen Spermatozoen (Samentiere) veranlaßte, war damals sehr schwer zu vermeiden; denn Flagellaten parasitieren tatsächlich in verschiedenen Körperflüssigkeiten der Metazoen bis zum Menschen hinauf. Erst als die histologische Technik so weit gekommen war, daß man die Umwandlung der Spermiden in Spermien verfolgen konnte (KÖLLIKER 1841 und 1846 u. a.), ließ es sich also definitiv feststellen, daß die Samenfäden keine Parasiten, sondern umgewandelte Geschlechtszellen waren.

Allmählich wurde nun der Name Spermatozoen durch den Namen Spermien (Auerbach, 1891) ersetzt, und man scheute sich

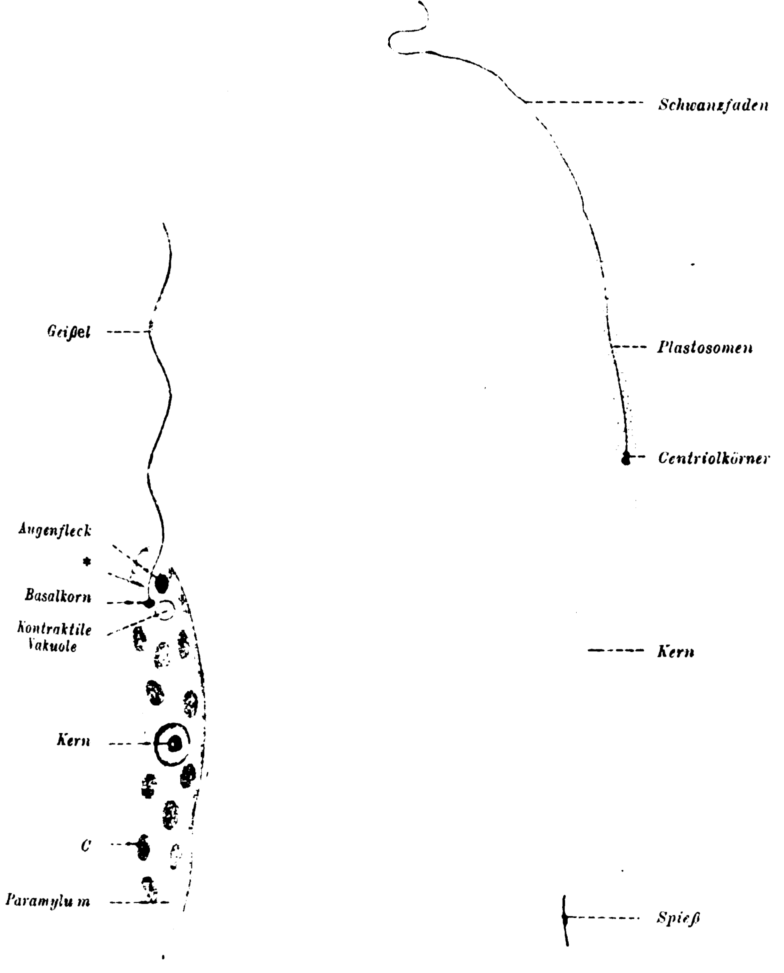


Fig. 3.
Euglena deses, Flagellat mit grünen Chromatophoren (C). Nach KÜHN (1922). Bei * eine rohrförmige Vertiefung der Körperoberfläche.

Fig. 4.
Spermium von Rana temporaria. Nach BROMAN (1900, 2). Eine rohrförmige Vertiefung an der Schwanzinsertion fehlt dem fertig entwickelten Spermium; eine solche — dem * in Fig. 3 entsprechend — ist aber regelmäßig in einem frühen Spermidenstadium vorhanden. Vgl. BROMAN (1901) Fig. 31, S. 127.

fast, sogar die Form der Spermien mit derjenigen der Flagellaten zu vergleichen. Nur DANGEARD (1901), KORSCHELT und HEIDER (1902) und WALDEYER (1906) hoben Anfang dieses Jahrhunderts die große

Ähnlichkeit dieser Bildungen hervor. Der erstgenannte Autor verglich die Selachier- und Pulmonatenspermien mit den Zoosporen von Flagellaten, insbesondere von Polytoma uvella, Ehr.; und er betrachtete die große Ähnlichkeit dieser Bildungen als »une confirmation remarquable« seiner Hypothese, daß die höheren Tiere von Flagellaten stammen. — Ohne daraus einen Rückschluß betreffs der Phylogenese des Bombinators zu ziehen, bemerkte WALDEYER nur, daß die Bombinatorspermien »eine merkwürdige Ähnlichkeit haben mit den einzelnen Individuen von Herpetomonas Lewisi, einer im Rattenblute lebenden Flagellate« (l. c. S. 203):

Eine noch größere Ähnlichkeit mit den Bombinatorspermien scheint mir — soweit ich dies nach Abbildungen der betreffenden Flagellaten beurteilen kann — der gefürchtete Erreger der Tsetsekrankheit, der Trypanosoma brucei, Plimm. und Bradford, zu zeigen (vgl. Fig. 1 u. 2.)

Sowohl die Totalform wie die undulierende Membran und die Centriolkörner sind fast zur Verwechslung mit den entsprechenden Bildungen der Bombinatorspermien ähnlich. Die sichtbaren Unterschiede bestehen nur darin, daß der Spermiumkörper größtenteils aus Kernsubstanz besteht, während der Trypanosomenkörper größtenteils aus Protoplasma gebildet wird, in welchem ein verhältnismäßig kleiner Kern liegt: und daß das Bombinatorspermium mit einem Stützfaden und einem aus dem Idiozom stammenden »Spieß« versehen ist, die beide bei Trypanosoma brucei fehlen.

Überhaupt scheinen aber alle Trypanosoma-Arten diese charakteristische Form der Bombinator-Spermien zu haben, während die einschwänzigen Flagellaten sonst die gewöhnliche Spermiumform zeigen (vgl. Fig. 3 u. 4).

Neulich hat Hartmann (1925) in seiner »Allgemeinen Biologie« hervorgehoben, daß nicht nur die Schwärmer der Algen und Pilze, sondern auch die tierischen und pflanzlichen Spermien und die Kragenzellen der Spongien im Prinzip dieselbe Organisation und dieselbe Genese ihres Geißelapparates zeigen.

Von ganz besonderem Interesse scheinen mir die Übereinstimmungen der Centriolderivate gewisser Spermien mit denjenigen der Flagellaten zu sein. Denn bei den letztgenannten kann man die Entstehung der Centriolen aus einem besonderen Geißelkern (=Kinetonukleus oder Blepharoblast) verfolgen (vgl. HARTMANN und SCHÜSSLER, 1913). Das Studium der Flagellatencentriolen wirft also Licht über den Ursprung der Centriolen überhaupt und speziell bei den Spermien,

wo diese Bildungen in ganz derselben Weise wie bei den Flagellaten den Bewegungsapparat der Zelle aus sich hervorgehen lassen.

Am nächsten liegt es natürlich nun diese Übereinstimmungen schlechtweg durch ähnliche Funktionen zu erklären und also als eine Art Konvergenzerscheinung zu betrachten. Wenn die Natur bei Protozoen oder Metazoen stark bewegliche Zellen braucht, dann müssen vielleicht diese alle in ähnlicher Weise konstruiert werden, um die betreffende Funktion zu erfüllen. Die betreffenden Übereinstimmungen brauchen also gar nicht auf Verwandtschaft hinzudeuten. Nur wenn man bei den Spermien der höher stehenden Geschöpfe die Existenz von unnützen, rudimentären Organen feststellen könnte, die bei den Flagellaten eine wichtige Funktion haben, würde es berechtigt sein, die betreffenden Übereinstimmungen der Spermien mit gewissen Flagellaten als altes Erbgut aus einem Flagellatenstadium zu betrachten.

Ein solches unnütz gewordenes Rudimentärorgan der Spermiden der Säugetiere glaube ich indessen in der sogenannten Schwanzmanschette (v. Lenhossék 1897) dieser Zellen gefunden zu haben.

Über diese bisher ganz rätselhafte Bildung verdanken wir Meves (1898) eine sehr genaue Beschreibung. Meves verfolgte die Entstehung und das Schicksal der Schwanzmanschette speziell bei den Spermiden des Meerschweinchens.

In dem Stadium, wenn die Centriole sich mit dem Zellkern verbunden haben, entsteht im Zelleib ein System von Fäden, welche an der Oberfläche des Kerns im Kreis um die Centriole bzw. den Ursprung des Achsenfadens entspringen und von dort windschief zum Achsenfaden nach hinten ziehen (Fig. 6—8). »Die Fäden sind zunächst sehr zart und kurz, nehmen aber dann rasch nicht nur an Länge, sondern auch an Dicke zu. Nachdem sie ihre größte Länge erreicht haben, verkürzen sie sich, wobei sie sich weiter verdicken und treten dann ihrer Länge nach seitlich miteinander in Verbindung; erst von diesem Stadium existiert die Schwanzmanschette als eine geschlossene Membran. — Nachdem die Schwanzmanschette membranös geworden ist, beginnt sie wieder zu wachsen; sie bildet zunächst ein kurzes und breites Rohr, welches später länger und schmäler wird.«

An den innerhalb der Schwanzmanschette gelegenen beiden Centriolen spielen sich gleichzeitig große Veränderungen ab. Das proxi-

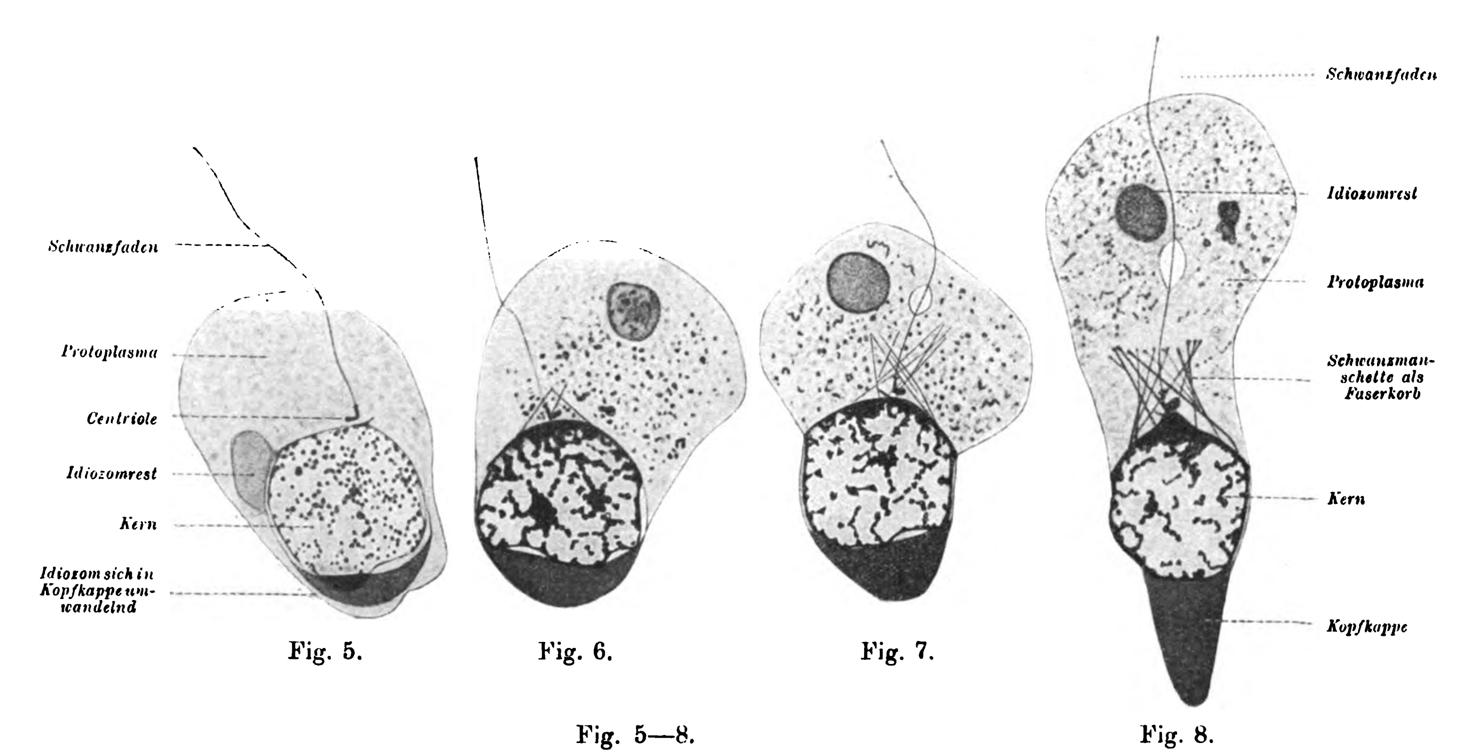


Fig. 5—8.

Junge Spermiden des Meerschweinchens. Nach Meves (1899).
Fig. 5. Stadium unmittelbar vor der Entstehung der Schwanzmanschette.
Fig. 6—8. Ältere Stadien mit der als Faserkorb entstehenden Schwanzmanschette.

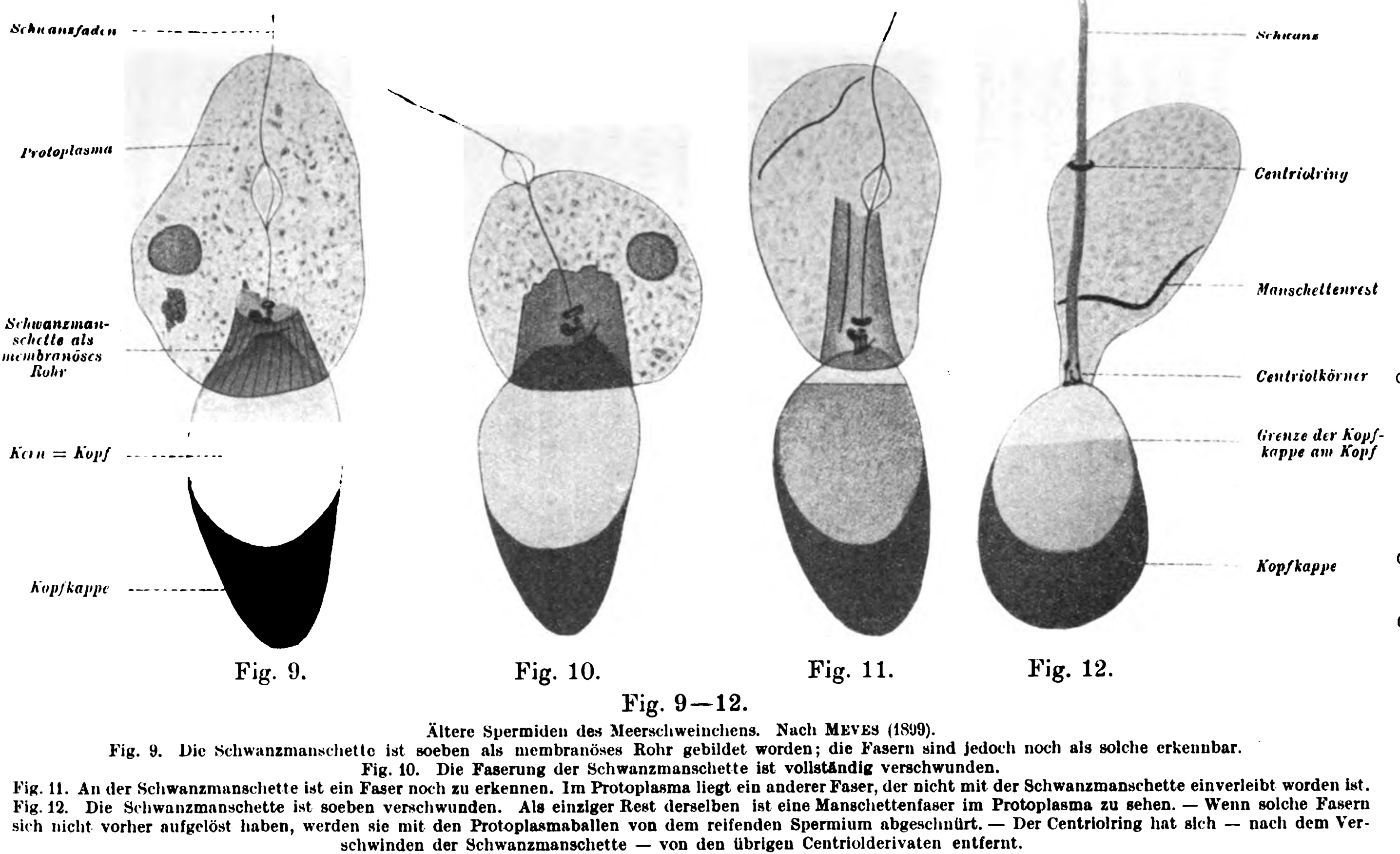


Fig. 9. Fig. 10. Fig. 11. Fig. 12.

Fig. 9—12.

Ältere Spermiden des Meerschweinchens. Nach MEVES (1899).

Fig. 9. Die Schwanzmanschette ist soeben als membranöses Rohr gebildet worden; die Fasern sind jedoch noch als solche erkennbar.

Fig. 10. Die Faserung der Schwanzmanschette ist vollständig verschwunden.

Fig. 11. An der Schwanzmanschette ist ein Faser noch zu erkennen. Im Protoplasma liegt ein anderer Faser, der nicht mit der Schwanzmanschette einverleibt worden ist.

Fig. 12. Die Schwanzmanschette ist soeben verschwunden. Als einziger Rest derselben ist eine Manschettenfaser im Protoplasma zu sehen. — Wenn solche Fasern sich nicht vorher aufgelöst haben, werden sie mit den Protoplasmaballen von dem reifenden Spermium abgeschnürt. — Der Centriolring hat sich — nach dem Verschwinden der Schwanzmanschette — von den übrigen Centriolderivaten entfernt.

male Centriol, welches dem Kern angelagert ist und bisher Stabform hatte, zerfällt in drei gleichgroße Knötchen: und das distale, bisher hakenförmige Centriol wandelt sich in fünf ungleich große Teilstücke um, von welchen das distalste bald ringförmig wird und den Schwanzfaden umgibt.

Nachdem diese Centriolumwandlungen stattgefunden haben, verschwindet die Schwanzmanschette fast spurlos, indem die sie bildenden Fäden wieder voneinander getrennt und meistens gleichzeitig aufgelöst werden. Einzelne Schwanzmanschettenfäden, die nicht verflüssigt worden sind, findet man zwar noch eine Zeitlang im Protoplasma. Dieselben werden aber in einem folgenden Stadium zusammen mit dem überflüssigen Protoplasma von dem reifenden Samenfaden abgeschnürt.

Mit Recht hebt WALDEYER (1906) hervor, daß die Bedeutung der Schwanzmanschette ganz »unaufgeklärt« ist.

Zwar hat G. RETZIUS (1909) die Hypothese ausgesprochen, daß diese Bildung vielleicht »eine Art temporärer Schutzvorrichtung des Zentralkörperapparates gegen das zu frühe Andringen der v. BRUNNschen Körner bilde, bis der Ring fertig sei, seine Wanderung vorzunehmen« (l. c. S. 214). Er betrachtet aber selbst offenbar diese Hypothese nur als eine lose, nicht weiter begründete Vermutung. — Daß die Schwanzmanschette in der Spermide irgendwelche wichtige Schutzfunktion haben könnte, ist meiner Erfahrung nach nicht zu glauben. Es erübrigt wohl dann nur anzunehmen, daß diese Bildung einmal in der Phylogenese bedeutungsvoll war und daß sie bei den Säugetierspermiden als bedeutungsloses Rudiment auftritt, weil alte Erbfaktoren sie noch hervorzwingen.

Meiner Ansicht nach ist die »Schwanzmanschette« der Säugetierspermiden dem sogenannten »Kragen« der Kragenflagellaten homolog. In beiden Fällen stellt die betreffende Bildung ein aus Protoplasma entstandenes Röhrchen dar, das die Centriole und die nächstliegende Partie des Schwanzes bzw. Geißels umgibt. Bei den Flagellaten hebt sich aber der Plasmakragen, wenn er fertiggebildet ist, aus dem eigentlichen Zellkörper hervor; und er fungiert hier als Nahrungsaufsammler. Die Nahrungskörper werden nämlich auf die äußere Oberfläche des Plasmakragens gestrudelt, »kleben dort fest, werden durch Plasmaströmung hinabbewegt und am Kragengrunde ins Plasma aufgenommen« (KÜHN, 1922). »Die Defäkation findet durch den Kragen statt« (HARTMANN und SCHÜSSLER, 1913).

Bei den Kragenflagellaten hat also der Kragen sehr wichtige Funktionen, die seine Entstehung von diesem Gesichtspunkt vollauf erklären.

Bei den Spermiden, die ihre Nahrung durch Vermittlung der Sertoli-Zellen bekommen, kann natürlich die entsprechende Bildung, die sogenannte Schwanzmanschette, keine solche Rolle spielen. Und da auch die Abbauprodukte der Spermiden durch die Sertoli-Zellen abgeleitet werden können, hat die Schwanzmanschette auch keine Bedeutung als Defäkationsrohr.

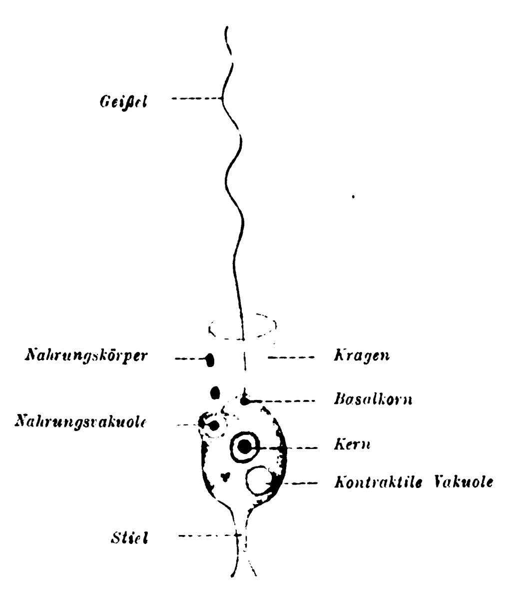


Fig. 13.
Festsitzender farbloser Kragenflagellat (Codonosiga botrytis).
Nach KÜHN (1922).

Läßt es sich nun aber denken, daß ein solches Zellorgan auch bei den Zellen der Metazoen auftreten kann? — Diese Frage läßt sich bestimmt mit Ja beantworten. Denn noch bei den Spongien findet man Zellen, die einen ähnlichen Bau haben, und bei welchen der Kragen ebenfalls für die Nahrungsaufnahme eine wichtige Bedeutung hat (vgl. KÜHN, 1922 S. 14). Es sind dies die schon oben erwähnten sogenannten Kragengeißelzellen, die die entodermale Bekleidung der sogenannten Gastralhöhle dieser Metazoen bilden. Nach BÜTSCHLI (1910) und MAAS (1914) kommen solche ausgebildete Kragengeißelzellen bei anderen vielzelligen Tieren nicht mehr vor.

Die Tatsache, daß die Spongien mit den charakteristischen Kragengeißelzellen versehen sind, macht es aber sehr glaubhaft, daß die **Vorfahren der Spongien** einmal **Kragenflagellaten** waren. (CLARK, 1866, BÜTSCHLI, 1910 u. a.). Und in Übereinstimmung hiermit nehme ich an, daß die Vorfahren der Säugetiere ebenfalls Kragenflagellaten waren. Denn wenn sie überhaupt von Flagellaten stammen, dann liegt es doch am nächsten anzunehmen, daß die betreffenden Flagellaten eben mit diesem Plasmakragen versehen waren,

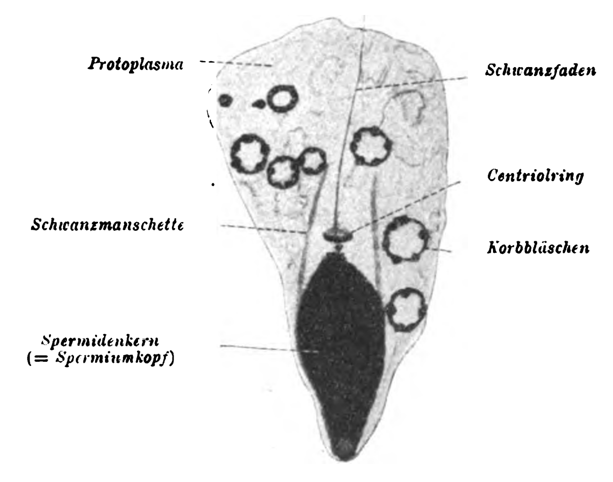


Fig. 14.

Menschliche Spermide mit Schwanzmanschette. Nach BROMAN (1901).
Die Schwanzmanschette ist nicht plastisch — wie in Fig. 9—12 — sondern im optischen Längsschnitt gezeichnet.

den wir bei den Spermiden aller bisher untersuchten Säugetiere bis zum Menschen (vgl. Fig. 14 und BROMAN, 1901 Fig. 16—18 Taf. V und 1911, Fig. 3, S. 12) hinauf noch als temporäre Bildung wiederfinden.

Ich bin mir natürlich wohl bewußt, daß diese Hypothese kühn erscheinen muß und daß sie gewisse Konsequenzen hat, die mit der jetzt allgemeinen Auffassung über die Phylogenese der Wirbeltiere nicht in Einklang zu bringen sind. So z. B. muß man wohl — um die Hypothese aufrecht erhalten zu können — annehmen, daß die **Amphibien** — da bei den Spermiden dieser Tiere nie eine Schwanzmanschette gefunden worden ist — von ganz anderen Flagellaten als die Säugetiere stammen; ja vielleicht wird es sogar nötig sein an-

zunehmen, daß Bombinator von einer ganz anderen Flagellatenart stammt als die anderen Amphibien.

Dies bedeutet aber, daß die jetzt lebenden Amphibien mit den jetzt lebenden Säugetieren gar nicht verwandt sind, sondern daß diese Wirbeltiere unabhängig voneinander entstanden sind und also wenigstens schon seit dem Flagellatenstadium je einen Stammbaum haben. Dagegen schließt diese Ansicht natürlich gar nicht die Möglichkeit aus, daß die jetzt lebenden Säugetiere in ihrer Phylogenese ein Amphibienstadium passiert haben. Nur muß man wohl annehmen, daß die amphibienartigen Vorfahren der Säugetiere ebenfalls Spermiden hatten, die mit einer Schwanzmanschette versehen waren.

Ich gehe hierbei von der Voraussetzung aus, daß die Gene der Säugetiere zum Teil ganz dieselben sind, wie bei ihren Flagellatenvorfahren. Dieselben Gene, die bei den letztgenannten den Geißelkragen hervorriefen, können daher noch heute bei den Säugerspermiden die Schwanzmanschetten hervorzwingen.

Betreffs der Abstammung der verschiedenen Wirbeltiere so habe ich in einer kürzlich erschienenen, schwedischen Publikation (Broman 1925) über »die Abstammung des Menschen« die Ansicht ausgesprochen, daß die Wirbeltiere in sehr ausgeprägter Weise polyphyletisch entstanden sind. Die verschiedenen Wirbeltierarten, die in ihrem Bau gewisse Übereinstimmungen zeigen, brauchen nämlich deshalb nicht genealogisch verwandt zu sein, sondern können von Anfang an ganz verschiedene Stammbäume haben.

Ich finde es nämlich sehr glaubhaft, daß es in der Welt der Lebewesen nur eine bestimmte — zwar sehr große aber doch begrenzte — Zahl von Genen gibt etwa wie es in der unbelebten Welt nur eine bestimmte Zahl von Grundstoffen gibt. Die Grundstoffe können nun in vielen verschiedenen Weisen zu stabilen, chemischen Verbindungen kombiniert werden: und in ähnlicher Weise können die Gene zu noch zahlreicheren Erbmassen kombiniert werden.

Aber einerseits ist die Zahl der verschiedenen entwicklungsfähigen[1] Erbmassen wahrscheinlich nicht unbegrenzt: und anderseits können wohl mehr oder weniger ähnliche Erbmassen unabhängig vonein-

[1] Nur in harmonischen Verbindungen können die Gene ein lebensfähiges Wesen hervorlaborieren. Nicht-harmonische Genverbindungen sind laetal. — Dadurch wird die Zahl der entwicklungsfähigen Erbmassen — meiner Ansicht nach — sehr stark beschränkt.

ander entstanden sein, etwa wie identische chemische Verbindungen an verschiedenen Erdteilen unabhängig voneinander entstanden sind.

Mit anderen Worten: Ähnliche Erbmassen brauchen nicht immer auf wahrer Verwandtschaft zu beruhen.

Wenn aber diese Annahme richtig ist, so läßt es sich natürlich nicht behaupten, daß z. B. die Beuteltiere Australiens mit denjenigen America's verwandt sind; denn — biologisch gesehen — können sie ebensogern nicht verwandt sein; und — geographisch gesehen — ist dies ja entschieden einfacher und glaubhafter.

Wenn es aber als möglich anerkannt wird, daß geographisch getrennte Tierarten, welche große Bauübereinstimmungen zeigen und deshalb von der systematischen Zoologie als »verwandt« zusammengeführt worden sind, in der Tat nicht genealogisch verwandt sind, sondern je einen selbständigen Stammbaum besitzen, so muß man es natürlich offen lassen, ob nicht auch viele der geographisch nicht getrennten Tierarten ebenfalls nicht verwandt sind, obwohl sie gewisse Bauübereinstimmungen zeigen.

Es läßt sich also sehr wohl denken, daß z. B. Bombinator mit den anderen europäischen Batrachiern gar nicht verwandt ist, sondern daß seine Vorfahren schon auf dem Flagellatenstadium von den Vorfahren der anderen Batrachier verschieden waren.

Betreffs der Abstammung der Amphibien im allgemeinen nehme ich also an, daß einige Arten wirklich miteinander verwandt sind, d. h. einen gemeinsamen Stammbaum haben, daß es aber andere Arten gibt, die je für sich einen selbständigen Stammbaum haben.

Und in ähnlicher Weise glaube ich annehmen zu müssen, daß es zwar wohl verschiedene Säugetierarten gibt, die einen gemeinsamen Stammbaum haben, daß es aber auch einzelne Säugetierarten — ja unter Umständen vielleicht sogar Rassen (z. B. die drei Hauptrassen der Menschheit) — gibt, die von Anfang an einen selbständigen Stammbaum haben.

Aber trotzdem können natürlich alle die Vorfahren der jetzt lebenden Säugetiere schon auf dem Flagellatenstadium gewisse Bauübereinstimmungen gezeigt haben. Und zu diesen Bauübereinstimmungen rechne ich hypothetisch den Geißelkragen.

Wenn diese Ausführungen richtig sind, würden also die Säugetiere von ehemaligen Kragenflagellaten abstammen.

Schrifttum.

AUERBACH, L. 1891. Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromophilie der Keimsubstanzen. Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin.

BROMAN, IVAR. 1900, 1. Über Bau und Entwicklung der Spermien von Bombinator igneus. Anat. Anz. Bd. 17.

—— 1900, 2. Bidrag till kännedomen om batrachie-spermiernas byggnad. Lund.

—— 1901. Über gesetzmäßige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen (Taxis- und Tropismenformen) der Spermatiden, ihrer Zentralkörper, Idiozomen und Kerne. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59. Bonn.

—— 1911. Normale und abnorme Entwicklung des Menschen. Wiesbaden.

—— 1925. Människans härstamning. Lund.

BÜTSCHLI, O. 1910. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. I. Berlin.

DANGEARD, P. A. 1901. Etude comparative de la zoospore et du spermatozoïde. Le Botaniste. 7. Série. Paris.

HARTMANN, M. 1925. Allgemeine Biologie. I. Jena.

—— u. SCHÜSSLER. 1913. Flagellata. In »Handwörterbuch der Naturwissenschaften«. Bd. 3.

KENT, W. S. 1880, 1882. A Manual of the Infusoria. London.

KÖLLIKER, A. 1841. Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere nebst einem Versuche über das Wesen und die Bedeutung der sog. Samentiere. Diss. Zürich.

—— 1846. Die Bildung der Samenfäden in Bläschen, ein allgemeines Entwicklungsgesetz. Neuenburg.

KORSCHELT, E., und HEIDER, K. 1902. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.

KÜHN, A. 1922. Grundriß d. allg. Zoologie. Leipzig.

LEMMERMANN, E. Algen I. In Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Bd. 3. Leipzig.

—— 1914. Protomastiginae. In Pascher, Die Süßwasserflora Deutschlands usw. Jena.

LENHOSSEK, M. v. 1897. Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51.

MAAS, O. 1914. Porifera. In Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. 7.

MEVES, FR. 1898. Über Entstehung und Schicksal der Schwanzmanschette bei der Bildung der Samenfäden. Mitt. f. d. Verein Schlesw.-Holst. Ärzte. Jahrg. 7.

Meves, Fr. 1899. Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54.

—— 1901. Struktur und Histogenese der Spermien. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 9.

Pascher, A. 1914. Flagellatae. Die Süßwasserflora Deutschlands usw. Heft 1. Jena.

Plate, L. 1922. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre I. Jena.

Retzius, G. 1909. Biologische Untersuchungen. N. F. Bd. 14. Stockholm u. Jena.

Stein, F. 1859, 1861. Der Organismus der Infusionstiere.

Waldeyer, W. 1906. Die Geschlechtszellen. Hertwigs Handbuch d. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 1. Jena.

(Aus dem Anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.)

Die Bulbus- und Arterienwülste bei Petromyzonten.

Von

Franz Keibel.

Mit 10 Textfiguren und Tafel 3.

(Eingegangen am 26. September 1925.)

Eigentümliche klappen- und wulstförmige Bildungen finden wir an den Ursprungsstellen der Arterien bei vielen Wirbeltieren. DRAGENDORFF (3) hat über sie eine zusammenfassende Darstellung gegeben. Freilich ist seine Methode, das Aufschneiden und Aufspannen der Arterien, nicht geeignet, uns einen richtigen Eindruck von der Gestaltung der Wülste zu geben, weil durch diese Präparationsmethode die Wülste gezerrt und dadurch in ihrer Form verändert werden. Die Verhältnisse bei Petromyzonten, mit denen ich mich hier eingehender beschäftigen will, hat DRAGENDORFF nicht untersucht, auch berücksichtigt er den feineren Aufbau und die Funktion der Wulstbildungen nicht, die ich hier auch behandeln möchte. Bei den Petromyzonten kommen in Betracht ein paariger, eigenartiger Wulst im Bulbus arteriosus und klappenähnliche Bildungen, die sich an den Ursprungsstellen kleinerer Arterien aus größeren finden.

Die Wülste im Bulbus arteriosus hat bereits der Entdecker der Metamorphose von Petromyzon planeri AUGUST MÜLLER 1856 beobachtet (10. S. 336). L. VIALLETON (17) hat sie dann von neuem entdeckt und etwas genauer beschrieben. Er nimmt an, daß sie bis dahin der Beobachtung entgangen sind. VIALLETON beschreibt im Bulbus arteriosus ein rechtes und ein linkes Polster, das aus gelatinösem Gewebe besteht.

Wenden wir uns nun zu den klappenähnlichen Bildungen, welche sich an den Ursprungsstellen kleinerer Arterien in größere finden, so hat solche zuerst CHARLES JULIN (5. 1887) an den Abgangsstellen der Segmentalarterien aus der Aorta beschrieben. Wir lesen dort

(S. 788): »A leur origine à aorte (Pl. XIII, Fig. 5 und 6) toutes les artères pariétales présentent un repli annulaire qui fait saillie dans la cavité de l'aorte et qui constitue une valvule pouvant fermer entièrement l'orifice de communication entre l'aorte et l'artère pariétale. Parmi les vaisseaux qui naissent de l'aorte, je n'ai trouvé cette particuliarité qu'aux artères pariétales. Ce replis annulaire est principalement formé par la tunique musculaire du vaisseau; les fibres musculaires y sont disposée en une sorte de sphincter.«

Auch diese Wülste in der Aorta der Petromyzonten hat VIALLETON (17. S. 318) neu entdeckt. Er schreibt: »Au cours de mes recherches j'ai observé dans l'aorte de Petromyzon des formations particulières sur lesquelles il importe de dire quelques mots. Ce sont de petites bourrelets qui bordent l'orifice de certaines artères naissant de l'aorte et qui se projettent dans la lumière de ce vaisseau, et sont semblables à ceux décrits par LAGUESSE (8) chez certains poissons osseux (Labrus, Crenilabrus). Il est très facile de les observer à l'œuil nu sur P. marinus, lorsqu'on a ouvert l'aorte sus la ligne médiane ventrale. On vois alors tant dans la portion de l'aorte située en avant du cœur, que dans sa portion postcardiaque, une serie d'orifices entourés de petits bourrelets saillants, bien visibles à l'œuil nu, de couleur blanchâtre. Ces orifices répondent à la naissance des artères segmentaires ou intercostales. Ils sont disposés à peu près régulièrement de chaque côté de l'aorte, mais cependant il est rare que les deux artères correspondantes soient situées exactement à la même hauteur et forment une paire. Il peut même y avoir entre elles un écartment assez considérable et qui vas parfois jusque à cinq millimètres. Ces bourrelets ont la forme de boutonnières longitudinales saillantes, dirigées dans le sens du vaisseau et dont l'extremité antérieur ou céphalique est plus effilée que l'extremité caudale. Ils sont tous situés sur la face dorsale de l'aorte, ou mieux aux angles que fait cette face avec les faces latérales, de sorte que la lèvre interne de chaque bourrelet est toujours attachée au point où l'aorte s'accole à la chorde dorsale et lui devient adhérante. Ces bourrelets manquent à l'orifice de l'artère coeliaque.« Man findet sie auch nicht an den Einmündungen der Aa. epibranchiales (den Vv. branchiales mancher Autoren). VIALLETON hat sie nur in der Aorta gefunden und hält es für wenig wahrscheinlich, daß sie ihm an anderen Arterien entgangen sein sollten.

Auf mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Schnitten färben sich die Wülste nach VIALLETON intensiv blau, wie die Grundsubstanz des Knorpels, und sollen sich scharf gegen die rot gefärbte Arterienwand

abgrenzen. Die Lippen der Wülste sollen ziemlich dick sein. Das Gewebe, aus dem sie bestehen, sei vollkommen identisch mit dem in den Wülsten des Bulbus arteriosus. LAGUESSE hält es bei Knochenfischen für eine Art Bindegewebe mit einigen knorpelähnlichen Eigenschaften.

VIALLETON hält es für möglich, daß diese Wülste, wie das LAGUESSE (8. S. 211) für die von ihm untersuchten Knochenfische annimmt, den Ausfluß des Blutes beschränken könnten. Doch stellt er außerdem auch noch eine morphologische Hypothese auf. Nach ihr sollten die Wülste ihr Dasein der Entwicklungsart der Gefäße verdanken, an deren Ursprung man sie findet. Sie sollten sich in besonderer Weise durch funktionelle Reize nur dort entwickeln, wo sie eine nützliche Rolle spielen. »On peut se demander par exemple si la présence du bourrelet saillant qui présentent les artères segmentaires ne tiendrait pas simplement à ce que les artères ont poussé de l'extérieur vers l'aorte et sont venues s'accoler à elle en refoulant légèrement sa paroi en dedans avant de s'ouvrir librement à son intérieur.« Dafür soll sprechen, daß nach DOHRN (2. S. 381) und RAFFAELE (13. S. 467) bei den Selachiern die Segmentalarterien sich nach der Aorta, ja selbst nach den Segmentalvenen entwickeln. »Il en resulte par conséquent que ces artères abordent l'aorte secondairement, quelque soit du reste leur mode de développement, qu'elles viennent du bourgeonuement des veins segmentaires, d'une fissuration de ces dernières.« — Auch eine Beobachtung RANVIERS (14. S. 570) zieht VIALLETON dafür heran. »RANVIER a fait voir que les artérioles formées par les capillaires issus des veins par bourgeonnement, présentent souvent à leur embouchure dans les artères persistantes une sorte d'étranglement formé par un repli d'endothélium (14. Fig. 2 *n*). Ce repli pourrait évidemment représenter l'état initial des formations que nous venons de décrire.«

Die Klappen oder Wülste werden dann unter anderem in einer Arbeit von ARGAUD (1) erwähnt, der eine sehr ausführliche Darstellung über die Arterienwand gibt, doch wird JULIN (5. 1887) dabei übergangen. Bemerkenswert ist, daß nach ARGAUDS Angaben den Cyclostomen wie den Mollusken das elastische Gewebe fehlen soll. Das kann aber nur heißen, daß bei Cyclostomen kein Gewebe vorkommt, welches die gewöhnlichen färberischen Reaktionen auf Farbmittel (Orcein und Kreso-Fuchsin) gibt, die für das elastische Gewebe der höheren Tiere als charakteristisch angesehen werden. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß elastisches Gewebe wirklich nicht vor-

kommt — und es kommt sicher vor, was denn schließlich auch ARGAUD nicht in Abrede stellt.

Ausführlich berichtet dann auch auf Grund eigener Untersuchungen GUISEPPE FAVARO in BRONNS Tierreich Bd. VI, dessen erste Abteilung 1. Buch vor kurzem fertig geworden ist (4). Der Abschnitt über das Gefäßsystem der Cyclostomen (4. S. 337—412) ist schon 1908 erschienen. Er kennt die Wülste im Bulbus arteriosus und bildet sie ab. Die Angaben von AUGUST MÜLLER aber sind ihm entgangen. Er hält VIALLETON für den Entdecker. Die Auffindung der Arterienwülste an den Ursprüngen der Segmentalarterien aus der Aorta schreibt er richtig CHARLES JULIN (5. 1887) zu. Neu hat dann FAVARO die Arterienwülste an den Ursprungsstellen der kollateralen Äste der von ihm beschrieben Aa. caudales pares und den Aa. collaterales dorsales des Schwanzes beobachtet und beschrieben. Mit VIALLETON gegenüber JULIN hebt er hervor, daß die Arterienwülste nicht aus Ringmuskulatur bestehen. B. MOŻEJKO erwähnt (9) die Wültse an den Ursprüngen der Segmentalarterien nur kurz. WILHELM MÜLLER (11) bildet in seiner Arbeit über das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen als erster die Arterienwülste am Ursprung zweier Segmentalarterien ab, bezeichnet aber diese Gefäße irrtümlicher weise als letztes Kiemenvenenpaar. Die Wülste werden weder im Text noch in der Tafelerklärung erwähnt.

Ganz neuerdings hat dann RUDOLF KRAUSE (7) in seiner mikroskopischen Anatomie der Wirbeltisre (1921—23) in seinen Figuren 464 S. 853 und 466 S. 854 die Wülste, freilich bei ganz schwacher Vergrößerung, abgebildet, ohne sie weiter zu erwähnen. Wie WILHELM MÜLLER hält er die betreffenden Gefäße, an welchen er sie abbildet, für Kiemenvenen.

Nachdem ich so alles aufgeführt habe, was ich in der Literatur über die in Rede stehenden Bildungen aufgefunden, wende ich mich zu den eigenen Beobachtungen. Da kann ich zunächst das Vorkommen der Wülste im Bulbus arteriosus bestätigen. Ebenso die Wülste an den Ursprüngen der Segmentalarterien aus der Aorta. Auch an den Aa. caudales pares und den Aa. longitudinales dorsales fand ich sie mit FAVARO. Außerdem aber kommen sie, wie ich schon in einer kurzen Mitteilung in der Preuß. Akademie (6) berichtet hatte, in den Arterien der Leber und des Darmes vor; ferner in dem Verästelungsgebiet der Aa. segmentales; weiter fand ich sie an der Ursprungsstelle einer aus der ventralen Wand der Aorta entspringenden Arterie, die sich zum Ovarium verfolgen ließ und an

einem ganz kleinen Vas vasorum der Aorta; dagegen fehlten sie an den Ursprungsstellen der Aa. renales, aus denen sich Genitalarterien abspalteten. Nach JULIN (6. 1887) sollen sich die Geschlechtsarterien bei Ammocoetes ohne Ausnahme von den Aa. renales sinistrae abzweigen. Ich vermißte Wülste weiter an den Stellen, an denen die Aa. branchiales efferentes in die dorsalen Aorten münden, und, wie schon JULIN (5. 1887) an der A. coeliaca, ferner an der Vornierenarterie.

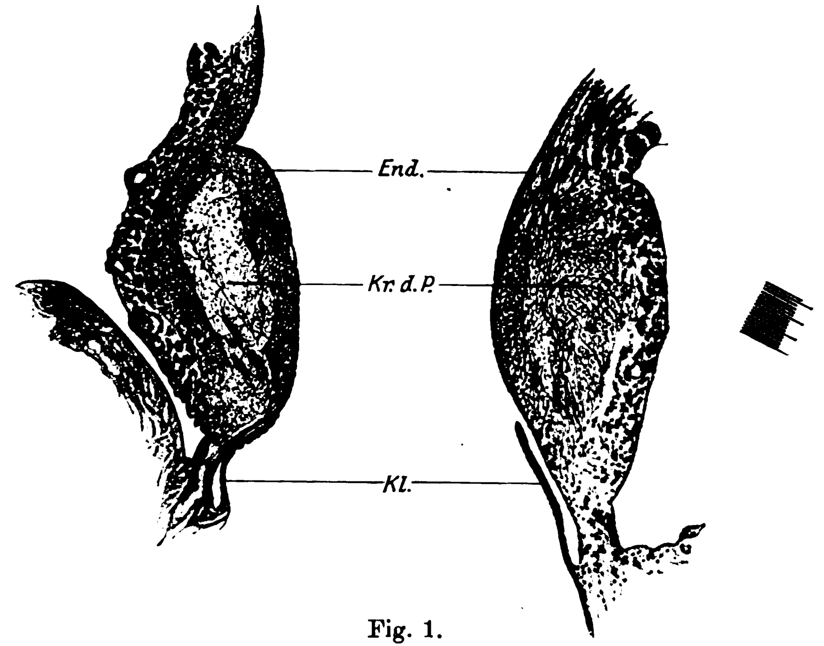


Fig. 1.

Frontalschnitt durch den Bulbus arteriosus von Petromyzon fluv. in der Systole. Fixation Bouin (Pikrinsäure, Formol-Eisessig), Färbung Azur-Eosin, Schnittdicke 10 μ, Vergr. 50 : 1. Die Klappen an der Grenze zwischen Bulbus und Ventrikel liegen der Bulbuswand dicht an. Die Pelotten der Bulbuswülste klaffen weit. Im Inneren der Pelotten helles, vakuolisiertes Gewebe.
End. Endothel, *Kl.* Klappen zwischen Ventrikel und Bulbus, *Kr. d. P.* Kern der Pelotten des Bulbus.

Zunächst soll nun das Vorkommen und Verhalten dieser Befunde durch Abbildungen belegt werden; dann will ich die feineren Verhältnisse, soweit es mir möglich ist, aufzuklären versuchen; den Schluß sollen Betrachtungen über die Bedeutung und die Funktion der Wülste bilden.

Ich wende mich zu den beiden Wülsten im Bulbus arteriosus. Diese sind in BRONNS Klassen und Ordnungen Bd. VI. 1. Abt. 1. Buch Taf. XIX Fig. 4 nach VIALLETON (17. 1903) in ihrem Verhalten zum Herzen und zum Truncus arteriosus übersichtlich dargestellt. Es

handelt sich um einen Frontalschnitt durch ein Petromyzon planeri. Der Ventrikel befindet sich offenbar in beginnender Diastole, die Taschenklappen am kranialen Ende des Ventrikels haben sich gestellt und nahezu geschlossen. Ich ergänze dieses Bild durch die Wiedergabe zweier Frontalschnitte während der Systole (Fig. 1 und 2) und

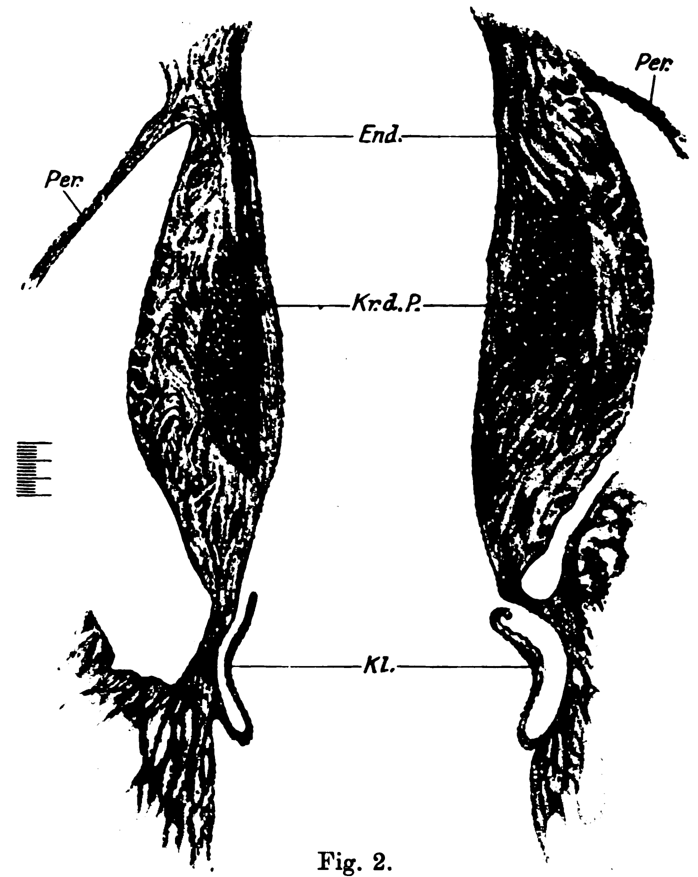


Fig. 2.

Frontalschnitt durch den Bulbus arteriosus von Petromyzon fluv. Fixation 10% Formalin, Färbung Hämatoxylin-Chromotrop, Schnittdicke 10 μ, Vergr. 50:1.
End. Endothel, *Kl.* Klappen, *Kr.d.P*, Kerne der Pelotten des Bulbus, *Per.* Perikard.

einen Querschnitt (Fig. 3). Fig. 1 und 2 sind Serien durch Petromyzon fluviatilis entnommen, Fig. 3 einer solchen von Petromyzon planeri. In der Abbildung Viallетons sieht man deutlich, daß die Ausdehnung der Wülste genau mit dem Gebiet des Bulbus arteriosus zusammenfällt, das vom Herzbeutel umgeben ist. So finde ich es auch.

Die Abbildungen zeigen, daß die Pelotten des Bulbus arteriosus dem Blutstrom keinen wesentlichen Widerstand entgegenstellen. Im

Innern der Wülste sieht man einen Kern, der sozusagen das Skelet der Wülste darstellt. Er färbt sich mit verschiedenen Farben verschieden. In der Fig. 1 in einem mit Eosin-Azur gefärbten Präparat erscheint dieser Kern hell, während er in der Fig. 2, die nach einem Schnitt gezeichnet ist, der in Hämatoxylin-Chromotrop gefärbt wurde, dunkel erscheint. Auf die Zellen des Wulstes will ich später an Hand einer stärker vergrößerten Zeichnung (Tafel 3 Abb. 4) noch zurückkommen.

Ich wende mich jetzt zu den Wülsten im übrigen Arteriengebiet und beginne mit den am besten ausgebildeten, den Wülsten, welche um die Ursprungsstellen der Segmentalarterien in die Aorta hinein-

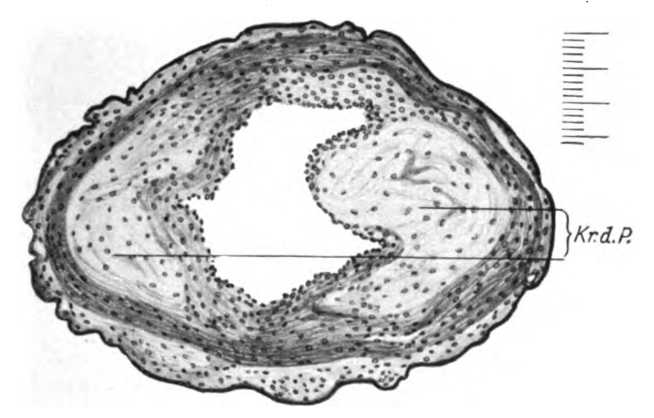


Fig. 3.

Querschnitt durch den Bulbus arteriosus eines Petromyzon planeri. Fixation unbekannt, Färbung Borax-Carmin, Schnittdicke 20 μ, Vergr. 100:1. Die Kerne der Wülste erscheinen hell. *Kr.d.P.* Kerne der Pelotten.

ragen. Nach JULIN (5. 1887) kann man sie bei Petromyzon marinus, wie schon erwähnt, mit unbewaffnetem Auge erkennen. Mir stand Petromyzon marinus nicht zur Verfügung, doch konnte ich sie bei Petromyzon fluviatilis, wenn auch nicht mit bloßem Auge, so doch mit der stereoskopischen Lupe beobachten. Auch habe ich zwei solcher Wülste modelliert. Die Wülste ragen deutlich in die Lichtung der Aorta vor, etwa wie Trichter, deren Rand leicht nach außen umgeschlagen ist. Die Öffnung der Trichter ist oval, kaudalwärts etwas ausgezogen. An einem der modellierten Trichter erscheint am kaudalen Rande eine kleine Kerbe. An beiden Trichtern ist die kraniale Wand etwa eben so hoch als die kaudale. Machen wir einen Schnitt durch das Modell in der Weise, daß der Ursprung der Segmentalarterie aus der Aorta und ihr Anfangsteil getroffen

ist, so sieht man, wie auf den Ursprungstrichter ein ziemlich stark erweiterter Teil der Segmentalarterie folgt, dessen größter Durch-

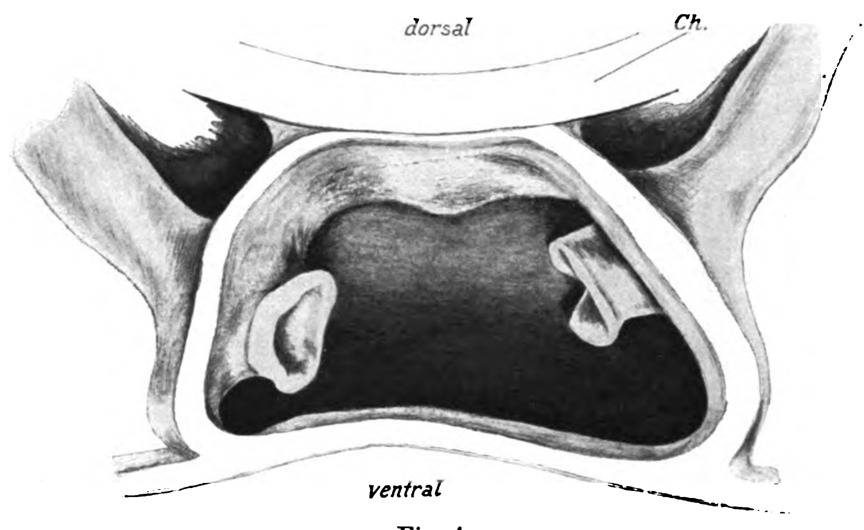


Fig. 4.
Ursprung einer rechten und einer linken Segmentalarterie aus der Aorta nach einem Modell dargestellt, Ansicht von kranial.
Ch. Chorda.



Fig. 5.
Durchschnitt durch das Modell an der Ursprungsstelle der rechten Segmentalarterie (links im Bild).

messer etwas distal von der Stelle liegt, bis zu der die Aortenwand reicht; es folgt dann eine Verengerung und eine neue spindelförmige Erweiterung, die in der Abbildung nach dem Modell nicht

zur Darstellung gebracht wird. Jeder, der diese Bilder sieht, wird an die Lehre W. Rouxs über die Verzweigungen der Blutgefäße (15. 1878 und 1879) erinnert werden. Ich verweise dafür auf Albert Oppels Aufsatz »Über die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße« (12. 1910), dem W. Roux eine »Originalbeigabe«, »enthaltend seine Theorie der Gestaltung der Blutgefäße einschließlich des Kollateralkreislaufs« beigefügt hat. Wenn auch der Trichter und

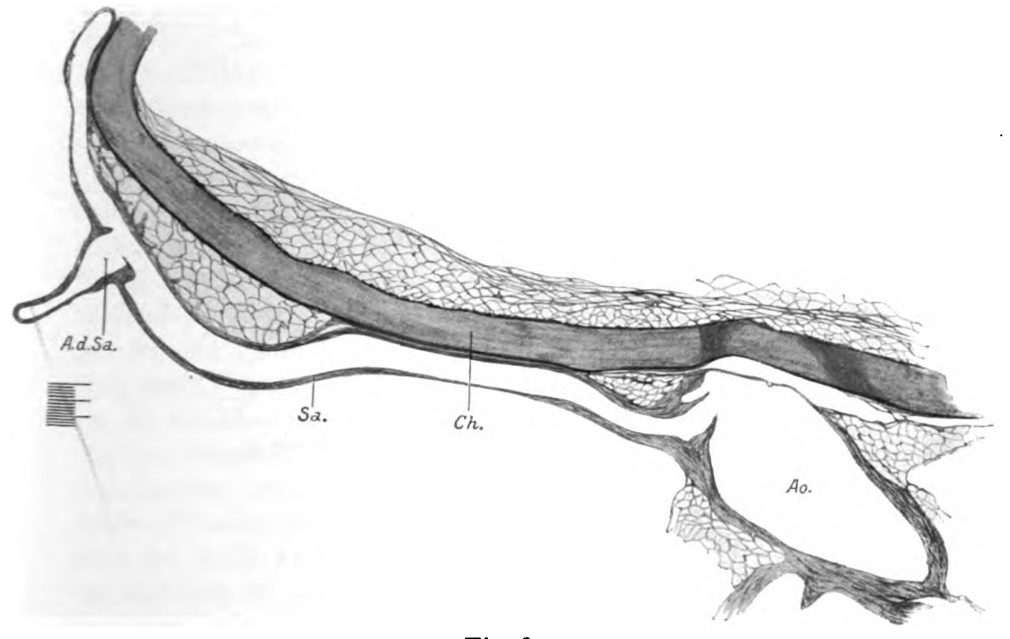


Fig. 6.
Querschnitt durch die Aorta eines Petromyzon fluv. Fixation Flemming, Färbung Safranin-Lichtgrün, Schnittdicke 6 μ, Vergr. 50 : 1. Der Schnitt geht durch die Ursprungsstelle einer Segmentalarterie. Der Anfangsteil der Segmentalarterie ist über die nächste Astabgabe hinaus der Länge nach getroffen. Auch an der Astabgabestelle deutliche Wülste, die in das Lumen der Segmentalarterie vorragen.
Ao. Aorta, *Ch.* Chorda, *A.d.Sa.* Ast der Segmentalarterie.

die ihm folgende Erweiterung sich mit Rouxs Auffassung von der Modellierung des Gefäßlumens durch den Blutstrom vielleicht in Einklang bringen ließe, so scheint mir das nicht möglich bei der starken nach Innenverlagerung des Segmentalarterienursprungs in die Aortenlichtung. Mechanisch begründet werden diese Verhältnisse natürlich auch sein.

Außer den beiden Abbildungen des Modelles (Fig. 4 und 5) ist auch noch einer der ihm zugrunde liegenden Schnitte gegeben (Tafel 3, Abb. 1). Der farbig dargestellte Schnitt zeigt das Innere

des Wulstes durch Hämatoxylin-Eosin blau, die übrige Arterienwand rot gefärbt. Eine scharfe Abgrenzung des roten gegen das blaue Gebiet ist nicht vorhanden.

Nun seien einige weitere Wülste um Arterienursprünge beschrieben; zunächst ein Schnitt (Fig. 6), der zugleich den Ursprung einer Segmentalarterie aus der Aorta und ihre erste Verzweigung mit gut entwickelten Arterienwülsten zeigt. Die Chordascheide ist an einer Stelle etwas gefaltet, was aber das Verständnis des Schnittes nicht beeinträchtigt.

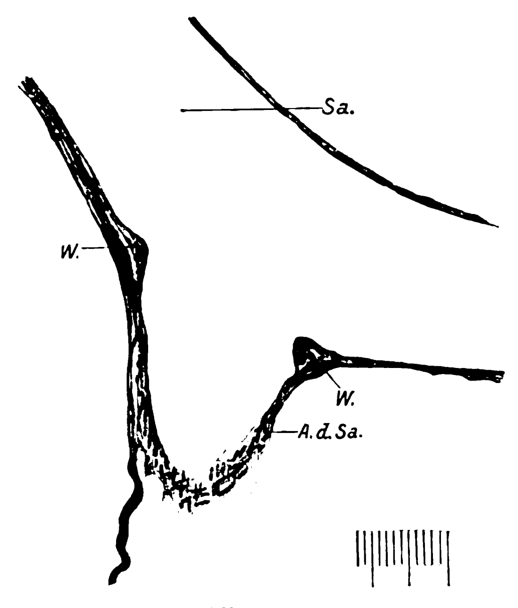


Fig. 7.

Schnitt durch die Abgangsstelle einer Arterie von einer Segmentalarterie, an dieser Ursprungsstelle kleine Wülste. Fixation Bouin, Färbung Hämatoxylin-Eosin, Schnittdicke 7 μ, Vergr. 150 : 1. *A. d. Sa.* Ast der Segmentalarterie, *Sa.* Segmentalarterie, *W.* Wülste.

Fig. 7 zeigt, daß auch bei größeren aus den Segmentalarterien entspringenden Arterien die Wülste sehr unbedeutend sein können.

Abbildungen aus dem Gebiet der Darmarterien geben die Abb. 2 auf Tafel 3 und Textfig. 8. Tafel 3, Abb. 2 zeigt den Ursprung einer kleinen Darmarterie aus einem ziemlich großen Ast. Die Wülste sind für den Durchmesser der Arterien verhältnismäßig massig und zeigen nichts von der feinen Modellierung, die wir an den Wülsten beobachten konnten, die an den Ursprüngen der Segmentalarterien aus der Aorta gelegen sind.

Wie ein hier nicht dargestelltes Modell zeigt, beginnen die Wülste zentral hoch und sinken peripherwärts ganz allmählich ab. Zentral und peripher sind die beiden ziemlich langestreckten Wülste miteinander verbunden. Das Lumen zwischen den Wülsten ist zentral am breitesten und geht auch in diesem Bereich in die Astarterie über. Peripherwärts läuft es in eine schmale und seichte Rinne aus.

Textfig. 8 gibt die Wülste an dem Ursprunge eines ganz kleinen Astes einer Darmarterie wieder.

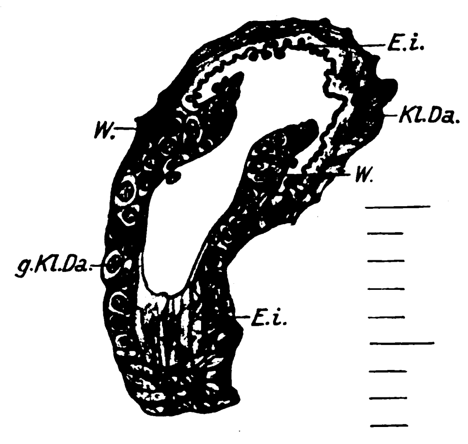


Fig. 8.
Einmündung einer kleinen Darmarterie in eine ganz kleine. Querschnittserie; Fixation: Flemming; Färbung: Hämatoxylin - Chromotrop, Schnittdicke: 7 μ. Verrg. 400:1.
E. i. Elastica interna, *g. kl. Da.* ganz kleine Darmarterie, *kl. Da.* kleine Darmarterie, *W.* Wülste.

Der Tafel 3, Abb. 2 liegt ein Präparat zugrunde, das mit FLEMMINGscher Lösung (Chrom-Osmium-Essigsäure) fixiert und mit Safranin-Lichtgrün gefärbt ist. Die Kerne der Zellen erscheinen bei dieser Färbung rot, Bindegewebe und glatte Muskulatur grün. Ganz intensiv rot ist die Elastica interna der Ursprungsarterie und des Arterienastes gefärbt. In beiden Arterien ist sie, wie man das ja bei kontrahierten Arterien zu sehen gewohnt ist, in zierliche, einer Halskrause ähnliche Falten gelegt. Im Gebiet der Wülste selbst fehlt diese mit Safranin gefärbte Elastica. Sie hört an beiden Seiten ganz scharf an der Basis der Wülste auf. Die Wülste selbst überzieht hier mehr, dort weniger deutlich ein grünlicher Substanzstreifen, dem dann die Endothelzellen aufliegen. Der Charakter der im Inneren der Wülste gelegenen Zellen kommt bei der verhältnismäßig geringen Vergrößerung der Tafel 3 Abb. 2 (150:1) nicht heraus; wir sehen ihn besser bei der ganz kleinen Darmarterie (Textfig. 8), die bei einer Vergrößerung von 400:1 wiedergegeben ist. Es handelt sich um verhältnismäßig große, blasige Zellen. Sonst liegen die Verhältnisse bei dieser ganz kleinen Arterie sehr ähnlich, wie bei der eben beschriebenen, nur daß die Elastica bei der anderen Färbung (Hämatoxylin-Chromotrop), die Fixierung ist die gleiche, sich durch ihre Farbe nicht so scharf abhebt — überhaupt schwerer zu ver-

folgen ist. Recht deutlich sieht man sie noch in ihrem gewellten Verlauf in der Ursprungsarterie, ganz dünn und nur andeutungsweise gekräuselt erscheint sie in dem abgehenden Ästchen.

Ventral von den Ursprungsstellen der Segmentalarterien wurden bis dahin mit Arterienwülsten versehene Ursprungsstellen von Arterien aus der Aorta nicht gefunden, ja direkt geleugnet. Neben den Arterienursprüngen ohne Wulstbildungen, wie dem Ursprung der Arteria coeliaca, den Ursprüngen der Nierenarterien, der Arterie des Vornierenglomus finden sich aber auch solche mit Wulstbildungen. So zeigte eine zum Hoden ziehende Arterie einen Wulst. Ich habe das in Fig. 9 abgebildet.

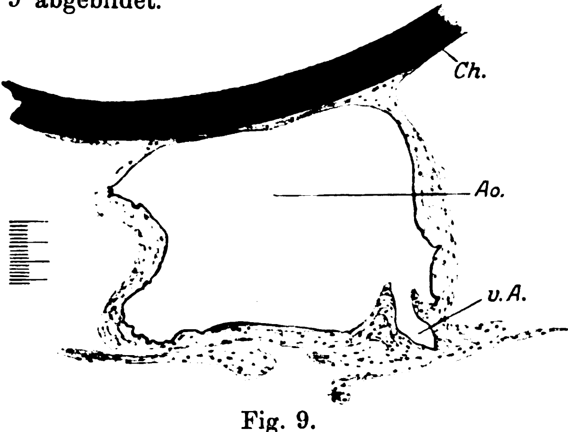


Fig. 9.

Querschnitt durch die Aorta eines Petromyzon fluv. An der ventralen Wand der Aorta entspringt (rechts im Bilde) eine mittelgroße Arterie, deren Ursprung von Wülsten umgeben ist. *Ao.* Aorta, *Ch.* Chorda, *v. A.* ventrale Arterie.

Noch eigentümlicher ist es, daß an dem Ursprung eines Vas vasorum sich ein solcher Wulst nachweisen läßt. Er ist in Tafel 3, Abb. 3 zur Darstellung gebracht worden. Das Vas vasorum entspringt ein wenig ventral von dem Ursprung einer Segmentalarterie aus der Aorta, sozusagen in der ventralen Ausbuchtung oder Tasche dieses Wulstes. Der dorsale und der ventrale Wulst der Segmentalarterie sind durch mit Hämatoxylin-Eosin blau gefärbtes Gewebe miteinander verbunden. Die Zellen dieses Gewebes sind stark vakuolisiert. An den Wülsten haften vereinzelt einige rote Blutkörperchen. In der Tiefe zwischen dem ventralen und dorsalen Wulst der Segmentalarterie ist das Endothel tangential getroffen, und seine Zellen sind an den stäbchenförmigen Kernen leicht kenntlich. An den Wülsten selbst ist der Endothelüberzug nicht deutlich zu erkennen, wohl aber bei den Wülsten um den Ursprung des Vas vasorum.

Nachdem wir so das Vorkommen von Arterienwülsten an den Ursprüngen von Arterien bei Petromyzon verfolgt haben, wenden wir uns zunächst kurz zum Aufbau der Arterienwand. Man pflegt in der Arterienwand der Cyclostomen, wie ja allgemein, drei Schichten zu unterscheiden, von innen nach außen: eine Intima, eine Media und eine Adventitia. Während bei den höheren Wirbeltieren das elastische Gewebe beim Aufbau der Arterienwand eine große Rolle spielt, spricht ARGAUD (1) den Cyclostomen elastisches Gewebe überhaupt ab. Diese Behauptung dürfte nicht berechtigt sein, denn sie beruht, wie schon hervorgehoben, allein auf der Tatsache, daß sich bei Cyclostomen kein Gewebe findet, das die bekannten Orcein- und Kreso-Fuchsin-Reaktionen gibt. Solche histologischen Reaktionen dürfen wir aber keinesfalls mit chemischen Reaktionen in gleiche Reihe setzen. Es kommt dazu, daß man mittels Safranin-Lichtgrün nach Fixierung mit FLEMMINGschem Gemisch die Elastica interna der Arterien sehr schön darstellen kann. Bei Tafel 3, Abb. 2 wurde das besprochen und wir kommen bei Textfig. 10 nochmals darauf zurück.

Darauf, daß die Arterienwand im gleichen Querschnitt eine sehr verschiedene Dicke und einen sehr verschiedenen Bau haben kann, hat schon ARGAUD (1. 1908. S. 427) für Acanthias vulgaris hingewiesen und das gleiche habe ich für Petromyzon betont (6. 1924). ARGAUD (1. 1908. S. 215) sagt allgemein, daß, wenn eine Arterie sich an ein weiches Organ anlehnt, der entsprechende Wandteil verdünnt ist und »lorsque le vaisseau est intimement fixé contre un plan très resistant: un cartilage, un os, etc., on peut observer non seulement une diminution d'épaisseur dans la portion de la paroi immobilisée par l'adhérence, mais encore la disparition à ce niveau des élementes contractiles et élastiques.« Nach ARGAUD (1. S. 216) »c'est la richesse en élements élastiques qui indique le degré de complexité structurale d'une artère. Cette richesse est en rapport direct avec la pression artérielle.«

Das gilt auch für den Aufbau der Arterienwand bei den Petromyzonten, denen wir die elastischen Fasern und Bildungen deshalb nicht absprechen können, weil sie sich mit Orcein und Kreso-Fuchsin nicht färben. Der Satz ARGAUDS (1. S. 216): »la substance élastique fait aussi défaut chez les cyclostomes« läßt sich daher nicht aufrecht erhalten.

Es ist dann die Frage zu erörtern, auf welche Schicht der Arterienwand die Wulst- und Klappenbildungen der Arterien zurückzuführen sind. Es wird behauptet, daß es Elemente der Intima wären,

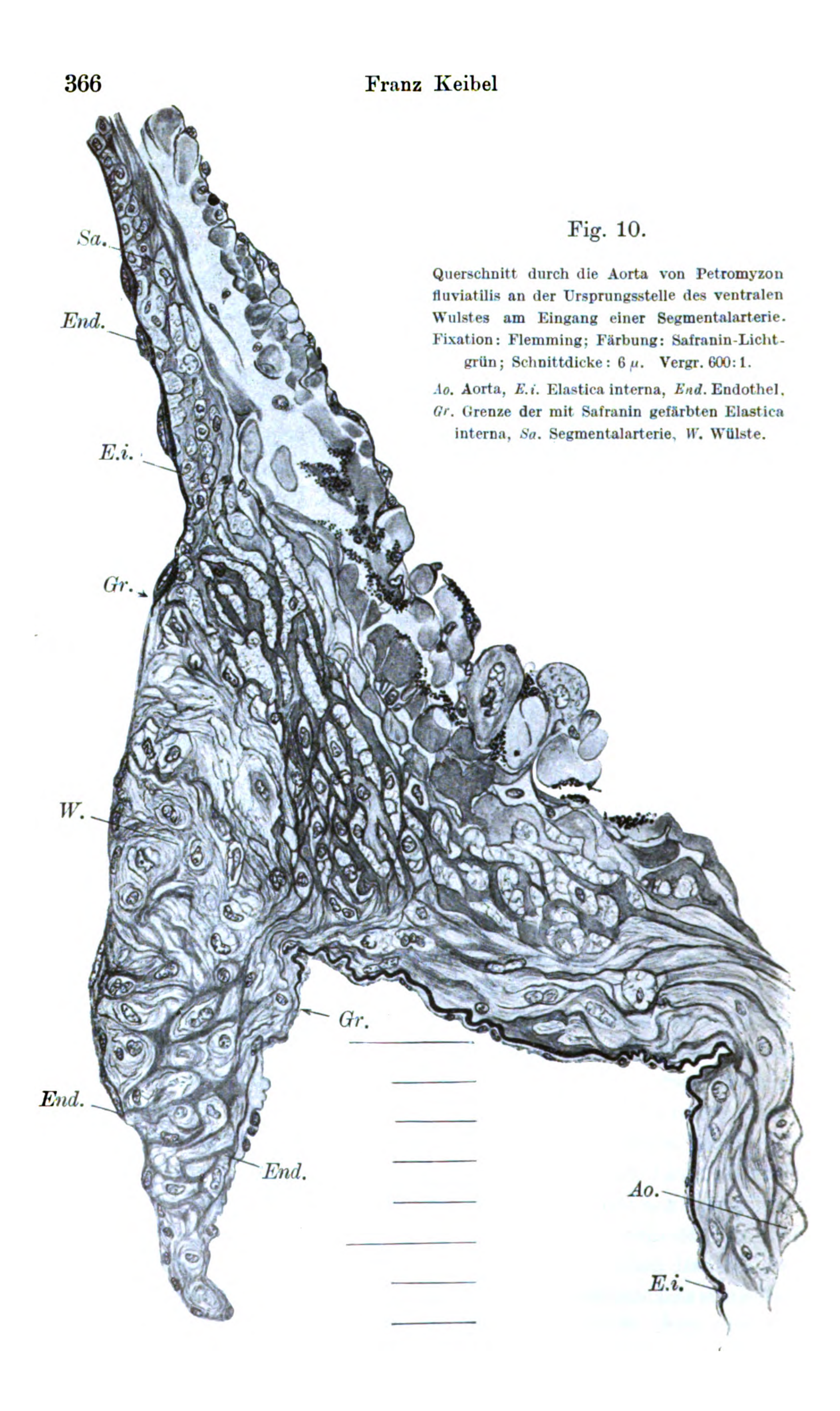


Fig. 10.

Querschnitt durch die Aorta von Petromyzon fluviatilis an der Ursprungsstelle des ventralen Wulstes am Eingang einer Segmentalarterie. Fixation: Flemming; Färbung: Safranin-Lichtgrün; Schnittdicke: 6 μ. Vergr. 600:1.

Ao. Aorta, *E.i.* Elastica interna, *End.* Endothel, *Gr.* Grenze der mit Safranin gefärbten Elastica interna, *Sa.* Segmentalarterie, *W.* Wülste.

aus denen sie sich aufbauten. Es ist nun nicht zweifelhaft, daß das für das Gefäßendothel und eine die Elastica interna in den Wulstbereich fortsetzende mehr oder weniger deutliche Membran gilt, gerade aber die Hauptmasse scheint mir sowohl in ihren Zellen als in ihren Fasern von der Media zu stammen. Das ganze Gewebe nimmt etwas von dem Typus des SCHAFFERschen chondroiden Gewebes an. Die Zellen, welche sozusagen das Skelet der Wülste bilden, erscheinen in den Pelotten wie in den Wülsten als vakuolisierte, blasige Zellen, deren Protoplasmaleib aus zartem, vakuolisierten Protoplasma besteht. Es erinnert diese Vakuolisierung durchaus an die, welche man an den Knorpelzellen der Knorpelzellsäulen während des Knochenbildungsprozesses beobachten kann.

Daß es sich bei den Arterienwülsten um an mechanische Verhältnisse angepasste Bildungen handelt, kann man sehr deutlich an geeigneten Schnitten erkennen (vgl. Textfig. 10); man sieht, wie die Fasern sich in die Wülste verbreiten und sich in besonderer Weise anordnen. Bei Färbung mit basischen Farben (Bismarckbraun, Azur) tritt dann in den Klappen und Wülsten etwas in die Erscheinung, das der Grundsubstanz im Knorpel ähnlich ist (vgl. Textfig. 10 und Tafel 3, Abb. 4).

Und nun kommen wir zu der Frage, wie funktionieren die verschiedenen Arterienwülste? Ich ziehe diese Fragestellung der vor: Welchen Zweck haben die Arterienwülste? Ich tue das, trotzdem ich die Frage nach dem Zweck als heuristisches Prinzip durchaus anerkenne, aber die Teleologen und Anhänger der Entelechien sind nur zusehr geneigt, in das Wort Zweck einen metaphysischen Sinn hineinzudeuten, so daß wir die Frage, welchen Zweck hat dieses oder jenes Organ? besser durch die für die Naturwissenschaft gleichbedeutende ersetzen: welche Funktion hat dieses oder jenes Organ?

Will man diese Frage für die hier besprochenen Bildungen beantworten, so werden wir die Frage nach der Funktion der Pelotten in dem Truncus arteriosus von der der anderen Klappen- und Wulstbildungen am besten trennen, wenn sie auch bis dahin gemeinsam behandelt wurden. Beide Bildungen sollten nach den Autoren dazu dienen, den Blutstrom zu hemmen. Daß die Wirkung der Pelotten im Truncus arteriosus keine solche ist, scheint mir daraus hervorzugehen, daß die Pelotten bei der Systole des Herzens weit voneinander getrennt sind und dem Blutstrom offenbar keinen besonderen Widerstand entgegensetzen. Ich glaube man wird aber sagen können, daß die Pelotten den innerhalb des Herzbeutels gelegenen Teil des

Bulbus arteriosus verstärken, eine Verstärkung, die auch in der Diastole zur Geltung kommt.

Wenden wir uns jetzt zu den Wülsten an den Ursprüngen der Arterien, so wollen wir da vor allem die Wülste betrachten, welche an den Ursprüngen der Segmentalarterien aus der Aorta liegen. Wir werden aber annehmen dürfen, daß die Wülste an den anderen Arterien entsprechend wirken, so daß es nicht nötig ist, für sie noch in eine besondere Besprechung einzutreten. Ganz allgemein stellen wir fest, daß die verschiedenen Wülste dem Blutstrom entgegen gerichtet sind, sie müßten also nach der gebräuchlichen Erklärung den Blutstrom hemmen. Nun findet man aber bei Tieren, die in den verschiedensten Stadien des Blutkreislaufes begriffen sind, niemals die »Klappen« durch den Blutstrom geschlossen, sondern man sieht, auch wenn die »Klappentaschen« durch Blut gefüllt sind, die Ursprünge der Segmentalarterien weit geöffnet. Auch wenn man das Modell betrachtet, ergibt es sich, daß es sich nicht um einen Schluß der Klappenwülste handeln kann. Nebenbei sei bemerkt, daß ich eine Ringmuskulatur, wie sie Julin (5) beschrieben hat, nicht nachweisen konnte. Es fragt sich nun, welche Funktion die Wülste sonst haben können. Wir haben schon berichtet, daß von Vialleton (17) außer der Hypothese von einer Wirkung gegen den Blutstrom noch eine andere vorgeschlagen wurde, die ist aber, wie erinnerlich, rein morphologisch und hat mit der Funktion nichts zu tun (vgl. S. 355). Auch ihr kann ich mich übrigens nicht anschließen; ich habe bei Petromyzon nichts gefunden, was sie rechtfertigte: Schon daß die fraglichen Wülste sich nicht nur in der Aorta finden, wie es Vialleton annimmt, ist eine Widerlegung, und auch die herangezogenen Angaben Dohrns (2), Raffaeles (13) und Ranviers (14) scheinen mir nicht geeignet Vialletons Anschauung zu stützen, auch haben sie mit der Funktion dieser Bildungen, wie schon gesagt, nichts zu tun. Die Funktion der Wülste scheint mir vielmehr darin zu bestehen, daß sie den Blutstrom fördern, nicht, wie die Autoren meinen, ihn hemmen. Das wird dadurch erreicht, daß das Blut, das in die Arterien einströmt, infolge ihrer Wülste aus mehr zentralen Teilen der Blutsäule herstammt. In den zentralen Teilen der Blutsäule ist aber das Blut in schnellerer Bewegung als in den peripheren. Es wird also durch die Wülste schneller strömendes Blut für die Arterienäste abgefangen.

Dadurch braucht aber die Wirkung der Wülste nicht erschöpft zu sein. Ein annähernd rechtwinklicher Abgang der Arterien,

wie ich ihn bei den mit Wülsten an ihrem Ursprung versehenen Arterien fand, erscheint nicht geeignet, das Abströmen des Blutes in die Äste zu begünstigen. Auch in dieser Hinsicht dürfen durch die Wülste günstigere Verhältnisse für das Einströmen in die Arterienäste gegeben sein.

Schriftenverzeichnis.

1. ARGAUD, Recherches sur l'histotopographie des éléments contractils et conjonctifs des parois artérielles chez les mollusques et les vertébrés. Journ. de l'anat. et de la phys. 1908, p. 328, 415 u. 522; 1909, p. 65 u. 176.
2. DOHRN, ANTON, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XV. Mitteil. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. 9, S. 330—434.
3. DRAGENDORFF, OTTO, Über die Formen der Abzweigungsstellen von Arterien bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte, Bd. 42, S. 737—808 1911.
4. FAVARO, GUISEPPE, Der Abschnitt über das Gefäßsystem der Cyclostomen in Bronns Tierreich. Bd. 6, Abt. 1, Buch 1, S. 337—412. 1908.
5. JULIN, CHARLES, Recherches sur l'appareil vasculaire et le système nerveux periphérique de l'Ammocœtes (Petromyzon planeri). Arch. de Biol. T. 7, 1887.
6. KEIBEL, FRANZ, Über die Gefäße der Petromyzonten. Sitzungsber. d. Preuß. Akad. d. Wissensch. Phys.-math. Kl. S. 272—273 1924.
7. KRAUSE, RUDOLF, Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere, Berlin u. Leipzig. 1921—1923.
8. LAGUESSE, Bourrelets valvulaires artériels chez les poissons (Labrus, Crenilabrus). Compt. rend. de la soc. de biol. p. 211—213, 1892.
9. MOŽEJKO, B., Untersuchungen über das Vaskularsystem von Petromyzon fluviatilis. Anat. Anz. Bd. 40, S. 469—486, 1912.
10. MÜLLER, AUGUST, Über die Entwicklung der Neunaugen. Ein vorläufiger Bericht. Arch. f. Anat., Phys. u. wissensch. Med. (Müllers Arch.) 1856.
11. MÜLLER, WILH., Über das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. 9, Neue Folge Bd. 2, S. 94—129, 1875.
12. OPPEL, ALBERT, Über die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße unter Berücksichtigung der funktionellen Transplantation. Mit einer Originalbeigabe von W. ROUX, enthaltend seine Theorie der Gestaltung der Blutgefäße einschließlich des Kollateralkreislaufs. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik d. Organe Heft 10, Leipzig 1910.
13. RAFFAELE, FED., Ricerche sullo sviluppo del sistema vasculare nei Selacei. Mitteil. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. 10, p. 441—479, 1892.

14. RANVIER, L., Des branches vasculaires coniques etc. Compt. rend. de l'acad. des sciences T. 114, p. 570—574, 1892.
15. ROUX, WILHELM, Über die Verzweigungen der Blutgefäße des Menschen. Eine morpholog. Studie. Doktordiss. Jena 1878. Jenaische Zeitschr. Bd. 12, S. 205—266, 1878 u. Gesammelte Abhandlungen Leipzig 1895.
16. ROUX, WILHELM, Über die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe. Jenaische Zeitschr. Bd. 13, S. 321—337 1878, u. Gesammelte Abhandlungen Leipzig 1895.
17. VIALLETON, L., Etude sur le cœur des lamproies. Archives d'anatomie microscopique T. 6, 1903/1904.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 3.

Abb. 1. Durchschnitt durch den Abgang einer Segmentalarterie der Aorta von Petromyzon fluviatilis. Fixation: Formalin 10%, Schnittdicke: 10 μ; Färbung: Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 100 : 1. Die Wülste sind im wesentlichen blau gefärbt. *Ao.* Aorta, *Ch.* Chorda, *Sa.* Segmentalarterie, *d. W.* dorsaler Wulst, *v. W.* ventraler Wulst.

Abb. 2. Durchschnitt durch den Ursprung einer kleinen Darmarterie aus einer größeren. Fixation: Flemming; Färbung: Safranin-Lichtgrün, Schnittdicke: 7 μ. Vergr. 150:1. Die intensiv rotgefärbte Elastica interna fehlt auf den Wülsten. *E. i.* Elastica interna, *gr. Da.* größere Darmarterie, *kl. Da.* kleinere Darmarterie, *W.* Wülste.

Abb. 3. Ursprung eines Vas vasorum, das von Wülsten umgeben ist, aus der Aorta. Ventral von dem Uprsrung einer Segmentalarterie; die beiden Wülste der Segmentalarterie haben sich vereinigt, ihr Kern ist blau gefärbt, die Aortenwand geht direkt in die Wülste über. Fixation: 10% Formalin; Färbung: Hämatoxylin-Eosin; Schnittdicke: 10 μ. Vergr. 150 : 1. *Ao.* Aorta, *Vb. d. W.* Verbindung der Wülste, *V. v.* Vas vasorum, *W.* Wülste.

Abb. 4. Schnitt durch einen Teil eines Bulbuswulstes. Dem Endothel haften einige rote Blutkörperchen an. Die Zellen sind vakuolisiert bis blasig, zwischen den Zellen teilweise blaugefärbtes Gerüstwerk, »blasiges Stützgewebe von chondroidem Typus« nach Schaffer. Fixation: Bouin; Färbung: Eosin-Azur; Schnittdicke: 10 μ. Vergr. 600 : 1. *End.* Endothel, *vac. Z.* vakuolisierte Zellen, *Stw.* Stützwerk.

(Aus dem Histologischen Institut in Wien. Vorstand: Hofrat Prof. J. Schaffer.)

Zum Bau der menschlichen Epidermis.

Von

Viktor Patzelt.

Mit 14 Textfiguren und 2 Abbildungen auf Tafel 4.

(Eingegangen am 28. September 1925.)

Inhaltsverzeichnis.

		Seite
I.	Einleitung	371
II.	Untersuchungsmaterial und Technik	372
III.	Die Verbindung der Epidermis mit der Cutis	378
IV.	Exoplasma und Membran der Epidermiszellen	386
V.	Die Interzellularlücken	389
VI.	Die Interzellularbrücken	394
VII.	Die Brückenknötchen	399
VIII.	Die Fasern der Epidermis	404
IX.	Die Zellvermehrung und das Verhalten der Kerne	418
X.	Keratohyalin und Elaidin	423
XI.	Der wechselnde Bau des Stratum corneum	435
XII.	Ernsts Keratingranula und Rauschs Oberflächenrelief	442
XIII.	Der Verhornungsprozeß	446
XIV.	Zusammenfassung der Ergebnisse	452
XV.	Schriftenverzeichnis	455

I. Einleitung.

In der Histologie der menschlichen Epidermis gibt es kaum eine Frage, in der nicht verschiedene, oft entgegengesetzte Ansichten vertreten würden. Dies beruht nur teilweise auf Schwierigkeiten in der Untersuchung, teilweise auf Unterschieden im Bau an verschiedenen Körperstellen und bei normalen und pathologischen Verhältnissen, teilweise aber auch auf der wiederholten Bearbeitung einzelner Fragen ohne genügende Berücksichtigung bereits gesicherter Tatsachen. Nach der letzten, umfassenden, fast 30 Jahre zurückliegenden Darstellung



von H. Rabl (1897b) wurde außer einer von Adler (1909) stammenden kritischen Übersicht über den Stand der Forschung erst von Hoepke (1924a) wieder eine Zusammenstellung der neueren Literatur unter besonderer Berücksichtigung der durch die Abhandlungen von Frieboes (1920—24) aufgeworfenen Fragen gegeben. Wie Hoepke (1924b) auch in einem Vortrag ausgeführt hat, ist er fast in allen Punkten zu einer Ablehnung von Frieboes' Auffassung über den Bau der Epidermis gekommen und das gleiche konnte ich bei dieser Gelegenheit auf Grund einer eigenen Untersuchung feststellen. Als deren Ergebnis habe ich zunächst (1925) einige Fragen allgemeiner Natur, nämlich den zelligen Aufbau der Gewebe, die verschiedenen, mitunter aber auch konvergenten Differenzierungsrichtungen der Zellen in den Geweben der drei Keimblätter, und die Eigenschaften und gegenseitigen Beziehungen der faserigen Bildungen in diesen behandelt. Im Folgenden sollen nun jene Ergebnisse mitgeteilt werden, die den feineren Bau der menschlichen Epidermis betreffen, wobei ich im Hinblick auf eine Bearbeitung von anderer Seite und zur Vermeidung überflüssiger Wiederholungen nur bestimmte Fragen und die darauf bezügliche Literatur berücksichtige.

II. Untersuchungsmaterial und Technik.

Für die Untersuchung habe ich ausschließlich normale, menschliche Haut von verschiedenen Körperstellen, vorwiegend aber die Epidermis der Beugeseite von Fuß und Hand verwendet, und darauf bezieht sich die folgende Beschreibung, soweit nicht anderes angegeben wird. Das Material stammte von Operationen, zum Teil auch von Hingerichteten und nur ausnahmsweise von möglichst frischen Leichen; es wurde vorwiegend in Formol, Alkohol-Formalin und Zenkers Flüssigkeit, in einem Falle mittels Durchspülung, fixiert und an Gefrierschnitten oder nach Einbettung in Celloidin, teilweise auch in Paraffin oder in Celloidin-Paraffin mittels der gebräuchlichen Färbungen untersucht. Besonders schöne Bilder der Schichtung ergeben Pikrokarmin und Delafields Hämatoxylin mit Kongorot. Für die Darstellung des feineren Baues der Epidermiszellen und der Veränderungen, die sie erleiden, haben sich außer Heidenhains Eisenhämatoxylin und Mallorys Bindegewebsfärbung in der Originalmethode und in Heidenhains Modifibration (Azanfärbung), einige besondere, für diesen Zweck noch nicht, oder nicht in dieser Weise verwendete Methoden sehr gut bewährt, während Versuche mit anderen zu einer richtigeren Beurteilung des Färbungsergebnisses führten.

So erwies sich für die Färbung der Epithelfasern HELDS Molybdänhämatoxylin als besonders geeignet, da es gegenüber den anderen Methoden, die von KROMAYER (1892) und BENECKE (1893 und 1894), VAN DER STRICHT (1893 bei BENECKE mitgeteilt), UNNA (1903), SCHRIDDE (1905), PASSINI (1910), HEIDENHAIN (1911), TRYB (1923), mit einer Modifikation von KOGOJ (1923), und von HOEPKE (1925) angegeben wurden, den Vorzug besonderer Einfachheit in der Anwendung und großer Zuverlässigkeit nach verschiedenen Fixierungen hat. Es wird hierbei am besten nach einem von SCHAFFER für verschiedene andere Zwecke mit besonderem Erfolg verwendeten Vorgehen progressiv 6—24 Stunden in einer Lösung gefärbt, die 1 Tropfen des wenigstens einige Wochen alten Farbstoffes in 10—20 ccm destilliertem Wasser enthält, worauf die fast schwarz erscheinenden Schnitte in destilliertem Wasser kurz ausgewaschen und ohne jede Differenzierung oder Nachfärbung in der üblichen Weise mit Dammarlack eingeschlossen werden. Am besten fallen möglichst dünne Schnitte aus, wie in Fig. 7 zu sehen ist, doch kann die Dicke je nach der mit der Vorbehandlung verbundenen Schrumpfung auch 5—10 μ betragen. Die Epithelfasern treten metachromatisch in blaugrauem, stellenweise aber auch in dem rötlichen Ton der Lösung in ihrer Gesamtheit scharf hervor. Sehr schön läßt sich die Faserung, ganz besonders auch im Stratum corneum bestimmter Hautstellen, durch die Bräunung zur Ansicht bringen, die bei nachträglicher Osmierung an Gefrierschnitten nach Formolfixierung eintritt, ähnlich wie auch nach starker Differenzierung bei Färbung mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Die Fig. 8 und 9 geben dies wieder. Voraussetzung für jede Darstellung der Fasern in den Hornzellen ist aber, daß Letztere gut erhalten sind und nicht, wie dies wahrscheinlich infolge beginnender Eintrocknung häufig der Fall ist, fast homogene Plättchen bilden.

Zum Nachweis der Saftbahnen und Imterzellularlücken habe ich eine von SCHMORL (1914) für die Imprägnierung der Knochenzellen und ihrer Ausläufer angegebene, von SCHAFFER (1923) für den Nachweis von Sekretgängen in polyptychen Drüsen verwendete Methode der Füllung mit einem Thionin-Pikrinsäureniederschlag benützt, indem ich Gefrierschnitte von Sohlenhaut nach Formol-Fixierung genau nach der Vorschrift behandelt habe. Wie die Fig. 4, 5 und 6 zeigen, lassen sich auf diese Art alle Lücken gut darstellen, während die von SCHMORL (1914) für den gleichen Zweck im Knochen angegebene Methode mit Thionin und Phosphorwolframsäure für die Epidermis nicht geeignet ist.

Die von Feulgen und Rossenbeck (1924) angegebene Nuklealreaktion dürfte zwar kaum zu weitergehenden chemischen Schlüssen berechtigen, kann aber als eine besonders reine Kernfärbung gute Dienste leisten. In der Epidermis bringt sie ausschließlich die bei den gewöhnlichen Färbungen sich als chromatinhaltig erweisenden Kerne zur Darstellung, nicht aber die veränderten Kernreste im Stratum lucidum und corneum, die auch keine anderen Kernfarbstoffe annehmen. Die Keratohyalinkörner, die sich mit den meisten Kernfarbstoffen mitfärben, bleiben ebenso, wie auch die Mastzellenkörnchen und die Knorpelgrundsubstanz selbst nach Fixierung in Alkohol-Formalin ungefärbt. Diese Nuklealfärbung gelingt sehr gut auch an Gefrierschnitten nach Formolfixierung und ebenso an Celloidinschnitten nach verschiedenen Fixierungen, doch färbt sich das Celloidin etwas mit; dasselbe konnte ich auch an Kernkörperchen feststellen. Diese Beobachtungen sprechen aber dafür, daß diese Färbung, die von Feulgen und Voit (1924) auf die durch partielle saure Hydrolyse aus der Nukleinsäure im Kern frei werdenden reduzierenden Gruppen zurückgeführt wird, nicht auf einer spezifischen chemischen Reaktion, sondern auf ähnlichen physikalisch-chemischen Vorgängen, wie andere Färbungen beruht. Eine ausschließliche Färbung der Kerne in der Epidermis kann auch ein nach der Vorschrift von Unna-Taenzer angesetztes saures Orcein bewirken, das, wie dies bei einzelnen Marken vorkommt, die elastischen Fasern nicht rein und kräftig färbt. Auch mit Kresylechtviolett, das nach J. Fick (1902) in Paraffinschnitten von Alkoholmaterial die Kerne blau, das Plasma lichter blauviolett und das Keratohyalin, wie die Mastzellkörnchen, metachromatisch violettrot bis lachsfarben färbt und zu dessen Darstellung neuerdings von Herxheimer (1916) verwendet wurde, erhielt ich an Celloidin- und Gefrierschnitten nach Fixierung in Alkohol, Alkohol-Formalin und Formol neben der kräftigen Kernfärbung in der Epidermis nur eine schöne Färbung des Zytoplasmas bis zum Stratum lucidum, während die Epithelfasern und die Keratohyalinkörner, trotzdem sich die Mastzellkörnchen metachromatisch färbten, ungefärbt blieben, sodaß diese Färbung gerade zur Untersuchung des Zytoplasmas im Stratum granulosum besonders geeignet ist. In einer in Zenkers Flüssigkeit fixierten Haut färbte sich dagegen das Keratohyalin metachromatisch mit.

Eine gegenteilige Wirkung hat die Gramsche Färbung, die sich unter gewissen Voraussetzungen für die Untersuchung der Verhornungsvorgänge gut eignet. Sie läßt in der Epidermis an Gefrierschnitten

nach Formol-Fixierung bei Differenzierung in 96% Alkohol, die durch rasches Übertragen in Terpineol rechtzeitig unterbrochen wird, die Kerne und das Zytoplasma ungefärbt und hebt die Keratohyalinkörner und die dickeren Epithelfasern besonders im Stratum spinosum der Sohlenhaut allein hervor, so daß deren gegenseitige Beziehungen wie in Fig. 12 gut verfolgt werden können. Dagegen entfärben sich diese Gebilde, wenn man Schnitte von gleichem Material nach dieser Färbung entsprechend den Angaben von Ernst (1896b) zunächst mit Salzsäure-Alkohol behandelt, wozu ich 70% Alkohol mit 1% Salzsäure verwendet habe und dann nur kurz in 96% Alkohol weiterdifferenziert; es bleibt dann nur das Stratum lucidum und ein Teil der Zellen des Stratum corneum in der Sohlenhaut gefärbt, wie Fig. 15 zeigt. An anderen Hautstellen färbt sich das ganze Stratum corneum gleichmäßiger oder hauptsächlich seine oberflächliche Lage, während die viel stärker verhornten Zellen des Nagels den Farbstoff weniger festhalten. Ernst (1896b) meint, daß sich nicht das fertige Horn, sondern die Anfangsstadien der Hornbildung färben. Nach dem wechselnden Verhalten der verschiedenen Horngebilde handelt es sich hier aber zweifellos überhaupt nicht um eine spezifische Reaktion, wie schon H. Rabl (1896b) hervorgehoben hat. Außerdem ist bei der Beurteilung der Färbungsergebnisse große Vorsicht notwendig, weil auch Kunstqrodukte entstehen können, was bereits Kromayer (1898) festgestellt hat. Durch Verfolgung des ganzen Färbungsvorganges unter dem Mikroskop, durch Behandlung von Schnitten mit den verschiedenen Komponenten, durch Untersuchung der Wirkung der einzelnen Reagentien aufeinander in der Eprouvette und unter dem Deckglas und durch Versuche mit Schnitten von Kork und Holundermark, in denen sich die Zellmenbranen kräftig färben, habe ich festgestellt, daß es bei dieser Färbung leicht zu einer Ausscheidung des sowohl das Gentianaviolett wie auch das Jod speichernden Anilins kommen kann. Dies tritt bei der Einwirkung der Jodjodkalium-Lösung auf die Farbstofflösung ein, wird aber bei der Schnittfärbung durch Auswaschen des nicht an Zellbestandteile gebundenen Farbstoffes und Einwirkung von Jod im Überschuß vermieden. Aber auch bei der Übertragung der gefärbten Schnitte aus der Jodjodkaliumlösung in Alkohol können gleichartige Niederschläge entstehen, wenn der Alkohol nicht in genügender Konzentration und Menge und hinreichend lange einwirkt. Dazu kommt es besonders in Zellen, die von dichteren Hüllen umschlossen und nicht durch den Schnitt eröffnet sind, wenn ihr Inhalt reichlich Farbstoff angenommen hat,

denn in den hohlen Zellen von getrocknetem Kork und Holundermark habe ich dies selbst an dicken Schnitten nicht beobachtet. So kann nun in den Zellen des Stratum corneum, wie in Fig. 16 zu sehen ist, eine Körnung entstehen, die den von Ernst (1896a, b und 1897) beschriebenen Keratingranulis ähnlich ist, worauf später eingegangen wird. Ganz dieselben Erscheinungen können sich in Zellkernen zeigen, wie ich an Darmschnitten festgestellt habe. Die scharfen Färbungsunterschiede, die sich mit der Gramschen Methode bei vorsichtiger Differenzierung in Alkohol erzielen lassen, beruhen darauf, daß dieser die Niederschläge wieder löst und teils den Farbstoff mit dem Jod, teils nur das Letztere auszieht, während der Farbstoff an bestimmten Zellbestandteilen infolge der Einwirkung des Anilins und allenfalls auch der Salzsäure fester haftet, wobei auch chemische Unterschiede eine Rolle spielen dürften. Insofern kann diese Färbung auch bei der Untersuchung der Epidermis wertvolle Dienste leisten.

In ähnlicher Weise kommen besonders bunte Bilder mit mannigfaltigen Niederschlägen zustande, wenn man Gefrierschnitte von der Sohlenhaut nach der von Rausch (1897) zur vermeintlichen Darstellung des Oberflächenreliefs der Hornzellen verwendeten Methode in polychromem Methylenblau färbt, mit rotem Blutlaugensalz behandelt, und zuvor und danach mit angesäuertem Wasser differenziert. Dabei nehmen nicht nur benachbarte Hornzellen teils rote, teils blaue und grünliche Töne an, sondern es entstehen auch verschieden farbige, feinere und gröbere Niederschläge. Diese können nach sehr kurzer Differenzierung in einzelnen Zellen eine schichtweise Anordnung zeigen wie bei den Liesegangschen Figuren, und auch die Interzellularspalten füllen ähnlich, wenn auch nicht so scharf ausgeprägt, wie bei Schmorls Thionin-Pikrinsäure-Methode. Mitunter erscheint der Farbstoff im Stratum corneum an die Kernreste gebunden, die dann besonders deutlich hervortreten. Ähnliche Bilder, die also vorwiegend als Kunstprodukte zu betrachten sind, erhält man auch, wenn man erst am Schluß des ganzen Vorganges eine Differenzierung in schwachem Salzsäure-Alkohol vornimmt.

Zur Untersuchung des Fettgehaltes der Epidermis wurden Gefrierschnitte von Sohlenhaut nach Formol-Fixierung mit Osmiumtetroxyd behandelt. Die gleichmäßige, leichte Bräunung, die erst nach längerem Liegen in Wasser oder Alkohol am Stratum lucidum und bei einzelnen Zellen des Stratum corneum einen dunkleren Ton annimmt, zeigte sich bei Überprüfung an Schnitten, die durch mehrtägige Behandlung mit heißem Alkohol und Äther entfettet waren,

in gleicher Weise; nur im Stratum corneum fielen die Unterschiede weg, die aber den mit verschiedenen Farbstoffgemischen sich ergebenden entsprechen, was später behandelt wird. Zum Vergleich wurden auch Schnitte mit verschiedenen Fettfarbstoffen behandelt, von denen Nilblausulfat in ähnlicher Weise außer einer rötlichvioletten Färbung spärlicher Einschlüsse des Stratum corneum eine alkoholbeständige Färbung des Stratum lucidum bewirkt, während Sudan III und Scharlachrot zu einem vollkommen negativen Ergebnis führen. Diese Farbstoffe werden aber, wie alle Karotine, von einer sehr großen Gruppe chemischer Substanzen in wechselndem Ausmaß gelöst; noch mehr organische Stoffe bewirken aber eine mehr oder weniger starke Reduktion des Osmiumtetroxyds, das, wie Merk (1899) mit Recht betont hat, manches schwärzt, was kein Fett ist, aber auch nicht alle Fette schwärzt. Da somit alle Fettreaktionen keine chemische Spezifität besitzen, können sie nur unter Heranziehung aller morphologischen Merkmale als solche verwertet werden.

In noch höherem Grad gilt dies vom Glykogennachweis. Bests Karmin bewirkt in der Epidermis eine schöne Färbung der Keratohyalinkörner ohne Beteiligung der Kerne und eine schwächere diffuse Färbung des Stratum lucidum, die durch Vorbehandlung mit Mundspeichel nicht im geringsten beeinflußt wird und am Keratohyalin selbst in Gefrierschnitten von Formolmaterial eintritt. Es wurde daher die gleiche Prüfung mit der Jodreaktion vorgenommen. Diese fällt zwar am Keratohyalin mit der Lugolschen Lösung in Glyzerin untersucht negativ aus, führt aber im Stratum lucidum zu einer etwas stärkeren, ebenfalls diffusen Bräunung, die auch durch mehrstündige Vorbehandlung mit Mundspeichel nicht beeinflußt wird. Da Jod auch von ganz anderen chemischen Stoffen gespeichert wird, kommt dieser Reaktion ebenfalls keine chemische Spezifität zu und sie kann nur dann auf Glykogen bezogen werden, wenn auch die übrigen morphologischen und chemischen Merkmale vorhanden sind. Besonders notwendig ist dies bei der Färbung mit Bests Karmin, wie ich (1923) auch an anderen Objekten festgestellt habe. Inwieweit aus einer unvollkommenen Reaktion auf Glyhoproteide geschlossen werden kann, bedarf noch der Aufklärung.

Eine besonders wertvolle Untersuchungsmethode für die Epidermis ist die Verdauung, wozu ich eine Soda-Trypsinlösung benützt habe. Trotzdem Romeis (1924) in Übereinstimmung mit den Angaben Anderer hervorhebt, daß die Organe hierzu nicht in Formol fixiert sein dürfen, habe ich an gut ausgewässerten und entfetteten Gefrierschnitten von



einer Sohlenhaut, die mit Formol durchspült und ein Jahr darin gelegen war, durch mehrtägige Verdauung eine Lösung des gesamten Inhaltes der Zellen im Stratum corneum erzielt, so daß hier, wie in Fig. 3 zu sehen ist, die leeren Horumembranen übrig blieben, während im Stratum germinativum bloß eine Mazeration der Zellen eintrat, stellenweise aber noch die basalen Zellen an der Cutis hängen blieben. Innerhalb dieser Zellen zeigte sich bei nachträglicher Färbung mit Molybdänhämatoxylin die typische Faserung, die sich also in ihrem Verhalten gegenüber Trypsin von der des Stratum corneum unterscheidet, wie ich (1925) bereits an anderer Stelle angegeben habe. Besonders schön kommt aber mit dieser Methode die Oberfläche des Korium und seine Verbindung mit der Epidermis zur Darstellung; Fig. 1 soll dies veranschaulichen.

Den besten Einblick in die mechanischen Verhältnisse innerhalb der Epidermis und in die trajektorielle Anordnung ihrer Fasern ermöglicht die Untersuchung im polarisierten Licht, wie bereits aus der klassischen Abhandlung v. Ebners (1882) und aus der neuen Darstellung W. J. Schmidts (1924) hervorgeht. Zur Aufklärung des Baues in der gerieften Epidermis habe ich dickere Gefrierschnitte durch die Sohlenhaut, die in allen drei Richtungen zu den Leisten an der Oberfläche orientiert waren, zwischen gekreuzten Nikols über einem Gypsplättchen Rot, I. Ordnung untersucht und unser Demonstrator, Herr Cand. med. L. Bittner, von dem auch die übrigen Zeichnungen stammen, hat diese prächtigen Bilder in den Fig. 10 und 11 möglichst naturgetreu wiedergegeben, wofür ihm auch an dieser Stelle bestens gedankt sei. Zum Vergleich wurden auch Schnitte von einer Stelle der Fußsohle untersucht, wo die Epidermis kein Leistensystem aufweist, wie auch Schnitte von der Beugeseite des Fingers und der Hand.

III. Die Verbindung der Epidermis mit der Cutis.

Die mannigfaltigsten Auffassungen herrschen über die Art der Verbindung zwischen der Epidermis und der Cutis. Zuletzt haben Herxheimer (1916) und Hoepke (1924a) die Literatur hierüber ausführlich behandelt, selbst aber wieder entgegengesetzte Ansichten vertreten und in anderen Arbeiten aus neuerer Zeit finden sich noch die verschiedensten Varianten.

Kromayer (1899) meint, daß keine direkte Verbindung der Epithelzellen mit elastischen Fasern oder Bindegewebszellen vorkommt, da sich zwischen beiden eine von Lücken siebartig durchbrochene, homo-

gene Grenzschichte findet, die das gemeinsame Produkt von Epithel und Bindegewebe ist, doch hält er die Verlagerung von Epithelzellen in das Bindegewebe auch beim Menschen für einen physiologischen Vorgang, den er als Desmoplasie bezeichnet. Eine Entwicklung von Bindegewebe aus der Epidermis haben unter anderen auch RETTERER (1904), KRAUS (1905), v. SCILLY (1908) und RHODE (1914) angenommen. Für diese Autoren besteht überhaupt keine primäre Trennung beider Gewebe, so daß auch ihre Verbindung entsprechend anders aufzufassen ist. Da ich diese Angaben nicht an den gleichen Objekten nachgeprüft und in der normalen, menschlichen Epidermis keine Anhaltspunkte hierfür gefunden habe, kann auf diese Ansicht, gegen die auch später zu besprechende Beobachtungen, vor allem aber allgemeine, entwicklungsgeschichtliche Tatsachen sprechen, hier nicht weiter eingegangen werden. Schon H. RABL (1897b), MERK (1899) und WEIDENREICH (1900) haben eine Vermengung und auch eine unmittelbare Verbindung der von verschiedenen Keimblättern stammenden Elemente abgelehnt.

Eine Verbindung von Ausläufern fixer Bindegewebszellen des Korium mit den Fortsätzen der basalen Epidermiszellen wurde von SCHUBERG (1903, 1907a, b) bei Amphibien beschrieben und wird auch von v. MÖLLENDORFF (1922) und von HOEPKE (1924a) angenommen. Aber abgesehen davon, daß mit einem solchen Zusammenhang noch kein unmittelbarer plasmatischer Übergang der einen Zellart in die andere verbunden sein muß, und solche Verbindungen bei der ausgedehnten Oberfläche nur eine geringe Rolle spielen würden, konnte ich in der menschlichen Haut nach Färbung mit Kresylechtviolett, womit die Bindegewebszellen infolge Färbung ihres Plasmas in ganzer Ausdehnung besonders deutlich hervortreten und sich gut verfolgen lassen, nirgends einen solchen Zusammenhang zwischen ihnen und den Basalzellen der Epidermis feststellen.

Von anderer Seite werden Fasern als solche Bindeglieder betrachtet. Nach SCHÜTZ (1896) soll der Zusammenhang beider Zellarten durch elastische Fasern vermittelt werden, die einerseits in Bindegewebszellen, andererseits in die Protoplasmafaserung der Epithelzellen direkt übergehen. Schon früher hat BENEKE (1894) ein Eindringen mesenchymaler Fasern in das Epithel behauptet. SAGUCHI (1913) findet, daß sich die EBERTschen Stränge in der Epidermis von Amphibienlarven aus Chondriokonten entwickeln und sich einerseits zur Basalmembran und mit dieser weiterhin zu Bindegewebe, andererseits zu Tonofibrillen umbilden, die also beim erwachsenen Tier mit dem Bindegewebe der

Lederhaut in unmittelbarer Verbindung stehen. Neuerdings hat Frieboes (1920—24) das ganze Epithelfasersystem für mesenchymal erklärt. Diese Behauptung, die auch von W. J. Schmidt (1922) und Kyrle (1925) abgelehnt wird, hat in letzter Zeit zu einer Reihe von Untersuchungen geführt, bei denen vor allem mit den von Maresch zur Darstellung der Gitterfasern angegebenen Methoden gearbeitet und übereinstimmend festgestellt wurde, daß zwischen den Epithelfasern und den Fasern des subepithelialen Bindegewebes nirgends ein Zusammenhang besteht. Letztere bilden nach Busacca (1922) nur hakenförmige Fortsätze, die zwar zwischen die basalen Epithelzellen hinein, aber nie über sie hinausdringen, während regelmäßig angeordnete Fäserchen die Zellen umfassen. Homma (1922) findet subepidermal, wie Borsten einer Bürste angeordnet, 7—10 μ lange Fasern, die manchmal schleifenförmig nach unten zurückbiegen. Nach Kogoj (1923) besteht die subepitheliale Lage aus $^4/_5$ kollagenen und $^1/_5$ elastischen Fasern, die in die Basalzellzwischenräume bald überall, bald nur stellenweise einstrahlen, noch vor Erreichung des unteren Drittels verschwinden und durch Anlagerung ohne Verschmelzung die metachromatische Färbung der Basalzellfortsätze und mancher Herxheimerschen Fasern bewirken sollen. Mit Recht hebt aber Welti (1924) besonders hervor, daß durch Zusammenziehen der vor der Fixierung herausgeschnittenen Hautstücke und durch Schrägschnitte ein Eindringen der Fasern in das Epithel vorgetäuscht werden kann. Er findet unter dem Epithel ein zierliches Netzwerk von feinsten Gitterfasern und an der Epithelbasis schräg oder senkrecht aufsteigende, palisadenartig angeordnete Stäbchen, die aber nicht in das Epithel eindringen.

Bei Behandlung des Verhaltens der Fasern in den tierischen Geweben habe ich (1925) ebenfalls die Ansicht vertreten, daß ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen den Fasern des Mesenchyms und der Epidermis nicht besteht. Die gegenseitigen Beziehungen lassen sich besonders gut mit Pikrofuchsin und mit Mallorys Gemisch an dünnen Querschnitten vom Nagel feststellen, wobei die Festigkeit der Nagelplatte Schrumpfungen ausschließt. Die Basalzellen der Nagelmatrix weisen sehr lange Wurzelfüßchen auf und zwischen diese greifen lange, dünne Fortsätze des Korium ein, ohne weiter zwischen oder gar in die Epithelzellen vorzudringen. Besonders scharf lassen sich aber die elastischen Fasern durch die spezifischen Färbungen von den epithelialen Gebilden trennen. In der an elastischen Fasern ungemein reichen Haut der Unterlippe bilden diese unter-

halb der Epidermis ein außerordentlich dichtes Geflecht; von diesem ziehen massenhaft feine Ästchen gegen die Oberfläche, die aber, wie durch kräftige Färbung mit saurem Orcein festgestellt werden konnte, ebenfalls nur zwischen die basalen Teile der Epithelzellen eindringen.

Noch besser lassen sich die Beziehungen der beiden Gewebe zueinander durch vollständige Trennung der Epidermis von der Cutis aufklären, welche Möglichkeit schon an und für sich gegen einen Übergang von Elementen aus dem einen in das andere Gewebe spricht. Nach H. Rabl (1904) stellt die Grenzschicht zwischen Leder- und Oberhaut keine Basalmembran dar, sondern nur den obersten, sich



Fig. 1.
Sohlenhaut vom erwachsenen Mann, nach Amputation mit Formol durchspült. Gefrierquerschnitt mit Soda-Trypsin verdaut, dann mit Molybdänhämatoxylin gefärbt. Cutisoberfläche einer Papille, Spiralfasern in den stellenweise noch anhaftenden basalen Epithelzellen. Vergr. 640fach.

fast nicht färbenden Teil der Grundsubstanz der Lederhaut, von der sie durch keine Grenze getrennt ist; in ihr stecken die Wurzelfüßchen und ein äußerst feines Geflecht zarter Fasern, die unmittelbar an die Epithelzellen herantreten, ohne mit ihnen zu verschmelzen oder in die Spalten einzudringen. Merk (1904) hat an nackten Papillen eine Querfaltung, ähnlich einer gefalteten Stiefelröhre festgestellt. Um die Oberfläche des Corium unter möglichster Vermeidung von Schrumpfungen zur Ansicht zu bringen, habe ich 30 μ dicke Gefrierschnitte von einer mit Formol durchspülten Sohlenhaut in der bereits angegebenen Weise einer Trypsin-Verdauung unterworfen und danach mit Molybdänhämatoxylin gefärbt. Wie Fig. 1 in möglichst naturgetreuer Wiedergabe zeigt, weist das Korium an

seiner Oberfläche mehr oder weniger lange, spitze Fortsätze auf, die an den Papillen von der Fläche gesehen wie die Stacheln eines Igels vorstehen. Sie dringen teils ein kleines Stück zwischen die basalen Zylinderzellen selbst, teils zwischen ihre Wurzelfüßchen ein, was besonders deutlich dort zu sehen ist, wo noch einzelne Zylinderzellen mit ihren Wurzelfüßchen und Spiralfasern gelockert zwischen jenen Fortsätzen stecken. Nirgends aber dringen diese weiter zwischen oder gar in die Epithelzellen ein, mit deren Fasern sie in keinerlei Zusammenhang stehen. Außerdem läßt sich an diesen Präparaten in einwandfreier Weise feststellen, daß es hier keine anderen zwischen den Zellen liegenden Fasern gibt.

Die Fortsätze des Korium erscheinen aber, wie auch in der Abbildung zu sehen ist, durch Leisten mit bogenförmigen Begrenzungslinien verbunden und zwischen diesen finden sich vielfach kleinste, grübchenförmige Vertiefungen für die Enden der Wurzelfüßchen. Dementsprechend kann man an dünnen Flachschnitten durch die Grenzschichte der Epidermis nach Färbung mit Mallorys Gemisch die Wurzelfüßchen in einem blau gefärbten Netz stecken sehen. Jene dünnen Zacken stellen also nicht die nackten Enden der frei aus einem Geflecht herausstehenden Fasern dar, sondern diese erscheinen vielmehr zu einer zusammenhängenden Masse verschmolzen. So entsteht eine fast homogene Grenzschicht, die einen vollkommenen Abguß der unteren Epidermisfläche darstellt. Hier kann es sich wohl nur um eine Grundsubstanz handeln, die sich wie im Bindegewebe mit Molybdänhämatoxylin und mit Mallorys Gemisch färbt, während andere Methoden vorwiegend oder ausschließlich die Fasern darstellen. Darauf dürfte zum Teil auch die mangelhafte Übereinstimmung in den Befunden und Auffassungen verschiedener Autoren beruhen.

Die feste gegenseitige Verbindung beider Gewebe dürfte eine Kittsubstanz bewirken und auf ihrer Lösung beruht, wie H. Rabl (1897b) meint, die Möglichkeit, durch Behandlung mit $^1/_3$—$^1/_4$% Essigsäure die Epidermis von der Cutis zu trennen. Dies gelingt auch bei Behandlung eines frischen Hautstückes mit 20% Salpetersäure, wie Schaffer (1922) angibt, oder mit 10% Kochsalzlösung, was Merk (1904) jedoch nur auf Paralysierung der biochemischen Eigenschaften an der Verbindungsfläche zurückführt. Auch Kogoj (1923) hält einen Klebestoff nicht für wahrscheinlich und die meisten der früher erwähnten Autoren erklären die feste Verbindung aus der gegenseitigen Verzahnung. Wie fest diese Verbindung ist, geht

wohl am besten aus MERKS (1904) Beobachtung hervor, daß bei Erzeugung einer Blase mit dem Paquelin die in die Länge gezogenen benachbarten Zellen eher auseinander reißen, als daß sie sich mechanisch vom Korium lösen lassen. Für die Annahme einer Kittsubstanz scheint mir aber auch die nach Ort und Umständen wechselnde Beschaffenheit jener Grenzschichte zu sprechen. So gibt MERK (1904) an, daß unterhalb von Blasen zwischen Epidermis und Corium ein heller Saum entsteht und nach KOGOJ (1923) findet sich ein solcher überall dort, wo es sich um akantotisch veränderte Papillen handelt.

Diese aus den verschmolzenen mesenchymalen Fasern und geringen Mengen einer Kittsubstanz bestehende Grenzzone kann aber nicht als Basalmembran betrachtet werden. Nach SCHAFFER (1922, S. 86) grenzt eine solche als glasartig durchsichtiges Häutchen die meisten Epithelien gegen ihre Unterlage scharf ab, und ist in den meisten Fällen ein Produkt des unterliegenden Bindegewebes, kann aber auch ausnahmsweise eine kutikulare Ausscheidung des Epithels sein. Während die früher genannten Autoren und ebenso PASSINI (1910) das Vorhandensein einer solchen Basalmembran zwischen Epidermis und Cutis ablehnen, haben andere, darunter auch MERKEL (1908) und PRENANT (1911) dies angenommen. HERXHEIMER (1916), der die verschiedenen Auffassungen aus der älteren Literatur eingehend bespricht, gibt neuerdings an, daß sich zwischen Epidermis und Cutis eine durchschnittlich $^1/_2\,\mu$ dicke, doppelt konturierte, bindegewebige Membran befindet, die auch nicht mit Kittsubstanz identisch sein soll. Er konnte sie an Hautstücken von verschiedenen Körperstellen und allen Altersstufen unter normalen und pathologischen Verhältnissen nachweisen, am besten mit MALLORYS Bindegewebsfärbung, wenn die Stücke frisch mit LUGOLscher Lösung vorbehandelt werden. BORN (1921) findet die Basalmembran bei künstlicher, wie pathologischer Abhebung entweder der Epidermis anhaften oder auch frei in die Blase hineinragen. Während aber SCHRIDDE (1906) eine ganz strukturlose Membran von überall gleichmäßiger Breite beschreibt, gibt BORN an, daß diese einen großen Gehalt an elastischen Fasern aufweist und bei Färbung mit Pikrofuchsin immer sehr dünn, mit MALLORYS Gemisch dagegen, das sie besonders gut färbt, bis 8 μ dick erscheint. Da diese Membran hiernach, ähnlich wie auch von LAGUESSE (1919) angegeben wird, neben kollagenen sogar elastische Elemente enthält, treten FRIEBOES (II, IX, 1920, 1922) und HOEPKE (1924a, b, 1925) mit Recht nach-

drücklich dafür ein, daß es sich hier nicht um eine Basalmembran, sondern um eine Verfilzungszone der mesenchymalen Fasern handelt, wie dies auch MARTINOTTI (1914—21) angenommen hat. Sie bildet nach HOEPKE einen Übergangsstreifen für die sich auch in ihrer Lymphe chemisch unterscheidenden Schichten und ist weich und leicht durchgängig; ihre Darstellung fällt je nach der Fixierung verschieden aus. Statt das Trennende hervorzuheben, hält HOEPKE (1924a) es für besser, sie »Bindeschicht« zu nennen. Sie geht, wie auch WELTI (1924) hervorhebt, meist ohne scharfe Grenze in das tiefere Bindegewebe über, kann also auch deshalb nicht als selbständige Basalmembran aufgefaßt werden.

Daß aber eine solche auch in der menschlichen Haut auftreten kann, beweisen experimentelle und pathologische Befunde, ganz besonders aber die normalen Verhältnisse im menschlichen Haar. Es ist eine bekannte Tatsache, daß der bindegewebige Haarbalg gegen die äußere Wurzelscheide durch eine Glashaut abgegrenzt erscheint. Diese läßt nach SCHAFFER (1922, S. 335) »zwei Lamellen, eine äußere und eine innere unterscheiden, von denen die letztere nicht dem Bindegewebe anzugehören, sondern eine Ausscheidung des Epithels zu sein scheint«. Sie unterscheidet sich auch in der Färbbarkeit von der äußeren, mit dem Bindegewebe übereinstimmenden Lamelle und zeigt ein sehr wechselndes Verhalten. Dies konnte ich an der in Sublimat-Kochsalzlösung fixierten Kopfhaut eines hingerichteten jüngeren Mannes, besonders nach Färbung mit Pikrofuchsin sehr gut verfolgen. Während die äußere, aus dicht verflochtenen Bindegewebsbündeln bestehende, also der Grenzschichte des Corium entsprechende Lamelle rotgefärbt erscheint, findet sich an manchen zweifellos im Beginn der Ausstoßung befindlichen Haaren nach innen von jener eine gelb gefärbte homogene Lamelle, die an anderen Haaren kaum oder gar nicht zu erkennen ist. Sie reicht bis zur Ansatzstelle des M. arrector pili, also jener Stelle, wo das Kolbenhaar zunächst liegen bleibt und kann bei dem Emporrücken des ausfallenden Haares zu jenem mächtigen, gefalteten Gebilde werden, das SCHAFFER (1922) in Fig. 426 wiedergibt. Diese Glashaut erreicht an manchen Haaren eine Dicke von 12 μ und besteht aus einer homogenen Masse, die auch die oft sehr langen Wurzelfüßchen der basalen Epithelzellen umschließt und zwischen diese in Form von quergestellten Leisten und spitzen Zipfeln eindringt. Dies ist besonders gut an einigen Stellen zu sehen, wo sich das Epithel in Zusammenhang mit der beginnenden Ausstoßung des Haares von der Glashaut

abgehoben hat und erinnert hier, von der Fläche gesehen, an das Oberflächenbild der in Fig. 1 wiedergegebenen Papille. Diese homogene innere Lamelle kann sich aber auch von der äußeren, bindegewebigen abheben, wie in Fig. 2 zu sehen ist, so daß ihr eine gewisse Selbständigkeit zugesprochen werden muß. Außerdem bildet sie an diesem, wie auch an einigen anderen Haaren gegen die obere Grenze zu eigentümliche Falten, die ziemlich tief in das Epithel der äußeren

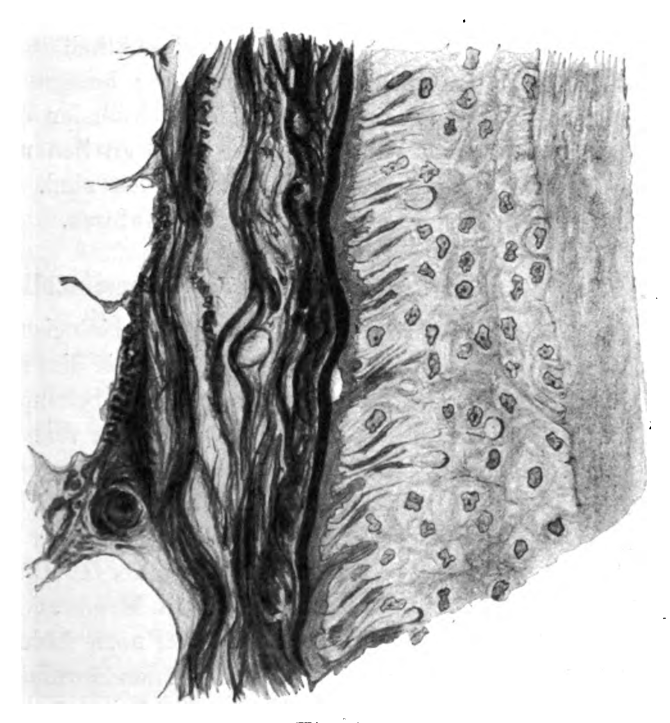


Fig. 2.

Haar am Beginn der Ausstoßung, aus der Kopfhaut von einem hingerichteten Mann. Sublimat, Weigerts Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Bindegewebige Grenzschicht dunkel (rot), epitheliale Glashaut grau (gelb), an einer Stelle in der Mitte von ersterer abgehoben, vielfach faltenförmig in die äußere Wurzelscheide eindringend. Vergr. 350fach.

Wurzelscheide hineinragen, während die bindegewebige, äußere Lamelle unter diesen Falten glatt verläuft, also nicht daran beteiligt ist. Dieses Verhalten, das zweifellos auf die beginnende Ausstoßung des Haares zurückzuführen ist, beweist, daß die homogene, innere Lamelle der Glashaut wenigstens vorwiegend ein Produkt des Epithels ist. Sie kann wohl jener Kittsubstanz gleichgestellt werden, die nach den obigen Ausführungen zwischen der Epidermis und der zum Korium gehörenden, bindegewebigen Grenzschichte anzunehmen ist, im Haar-

balg aber, bei der Ausstoßung des Haares eine besondere Mächtigkeit erlangen kann.

Was aber an der äußeren Wurzelscheide des Haares vorkommt, ist zweifellos auch an anderen Stellen der Epidermis möglich, besonders unter pathologischen Umständen, wie auch die bereits erwähnten Angaben von Merk (1904), Born (1921) und Kogoj (1923) beweisen, und so kann es auch unter der Epidermis zur Ausbildung einer Basalmembran kommen. Da die verschiedenen Methoden bald nur bestimmte Fasern, bald alle Fasern in ihrer Gesamtheit, aber ohne oder mit den Zwischensubstanzen zur Darstellung bringen und die einzelnen Bestandteile durch die Fixierung in wechselnder Weise beeinflußt werden, aber auch an verschiedenen Körperstellen und unter wechselnden Verhältnissen verschieden ausgebildet sind, erklären sich hieraus die Meinungsverschiedenheiten der Autoren.

IV. Exoplasma und Membran der Epidermiszellen.

Daß die Epidermis aus isolierbaren Zellen als biologischen Einheiten besteht und nicht ein Plasmodium darstellt, wie dies neuestens von Frieboes (1920—24) mit besonderem Nachdruck behauptet wird, habe ich (1925) bereits früher begründet. Unter den verschiedenen Auffassungen über die Begrenzung der Epidermiszellen wird aber auch die Annahme einer Zellmembran vertreten. M. Ide (1888) hat die ganzen Interzellularbrücken mit der Zwischensubstanz als Zellmembran betrachtet, und ebenso meinen P. G. Unna (1903, 1921) und K. Unna (1910), daß die Stachelzellen mit Membranen aneinander grenzen, die nur zwischen den Basalzellen noch fehlen, gegen die Oberfläche immer schmäler und schließlich zu den Hornmembranen der Hornzellen werden, die nach P. G. Unna (1882) bei genügend langer Verdauung als leere Hülsen übrig bleiben. Diese Auffassung erscheint durch den später zu besprechenden Nachweis wirklicher Interzellularlücken im Stratum spinosum teilweise widerlegt. Nach Kromayer (1890b) besitzen bereits die basalen Zylinderzellen eine äußerst zarte Membran, die mit dem Verhornungsprozeß gegen die Oberfläche fortschreitend dicker, fester und widerstandsfähiger gegen Kalilauge, Salzsäure und Verdauungsflüssigkeiten wird. Kreibich (1922), der ebenfalls im Rete Membranen, aber als Abgrenzung der Zellen gegen die Interzellularlücken annimmt, begründet dies damit, daß es bei den mit Alkoholfixierung verbundenen Verschleppungserscheinungen im Protoplasma der Zellen, die aber schon früher von Schaffer (1918) eingehend behandelt wurden, nie zu einem Übertritt in die

zweite Brückenhälfte der Nachbarzelle kommt. Zur Erklärung dieser Erscheinung ist aber nicht die Annahme echter, nach beiden Seiten sich scharf abhebender Zellmembranen als Begrenzung notwendig, deren Vorhandensein auch von SCHRIDDE (1905) und von ROSENSTADT (1910, 1917) abgelehnt wird.

RENAUT (1897) hat an den Zellen ein Exoplasma von dem zirkumnukleären Teil unterschieden und WEIDENREICH (1900) meint im Anschluß an STUDNIČKA, daß man in der Epidermis nicht von Zellmembranen, sondern von Exoplasma sprechen soll. Es entsteht hier, wie STUDNIČKA (1909) später an einem großen Untersuchungsmaterial ausführt, plötzlich schichtweise aus dem Endoplasma, so daß von diesem nur ganz wenig um den Kern übrig bleibt. PASSINI (1910) kann dagegen in der normalen Epidermis kein Endo- von einem Exoplasma unterscheiden. Nachdem ich (1925) gegen die Verallgemeinerung dieser Auffassung durch STUDNIČKA bereits Stellung genommen habe, sei hier nur bezüglich der Epidermis nochmals festgestellt, daß der Kern in dieser meist infolge Schrumpfung von einem Spalt umgeben erscheint, der sich auch mit den Thionin-Pikrinsäure-Niederschlägen nach SCHMORLS Methode füllen läßt, daß ich aber dort, wo keine solche Schrumpfung eingetreten ist, eine Abgrenzung eines Endo- vom Exoplasma nicht vornehmen konnte. Mit Recht sagt vielmehr HEIDENHAIN (1911), daß das Protoplasma der Epidermiszellen an der Oberfläche nur zu einer feinen Grenzschicht verdichtet ist, welche Auffassung auch HOEPKE (1924b) vertritt.

Nach H. RABL (1896b, 1901) zeigen bereits die Basalzellen eine Begrenzungslinie, während sich in den höheren Lagen des Stratum Malpighi nach Verdauung ein deutliches Häutchen findet als Vorstufe der Hornmembran, die nicht eine kutikulare Bildung darstellt, sondern wahrscheinlich aus einer verdichteten äußeren Plasmaschicht hervorgeht, deren Struktur erhalten bleibt. Diese zeigt sich an der Oberfläche als ein System von Leistchen, die teilweise netzartig verbunden und im Schnitt als Stacheln erscheinen. MARTINOTTI (1914—1921) hat den Beginn der Ausbildung jener Membran in das Stratum spinosum verlegt, doch erfolgt ihre Verhornung erst höher oder auch gar nicht, je nach welchem Typus die betreffende Hautstelle verhornt. MERK (1899) hat im Hornmantel isolierter Hornzellen winzige Poren beschrieben und diese auch nach einem sehr schön gelungenen Mikrophotogramm zur Abbildung gebracht. Die Wand wird nach MERK (1900a) von einem Fasernetz gebildet, das aber H. RABL (1901) als bei hoher Einstellung sichtbare Rippen auffaßt.

Unna (1903) erblickt in der Punktierung an der Oberfläche der Hornzellen den letzten Rest des Fasersystems der Stachelschicht. Weidenreich (1900) meint dagegen, daß die Membranen benachbarter Zellen im Stratum corneum zu einer einheitlichen Lamelle verkleben. Spricht hiergegen schon die gute Isolierbarkeit der Hornzellen, so läßt sich dies auch durch einen Befund an jenen Gefrierschnitten, die nach Verdauung in Trypsin mit Molybdänhämatoxylin gefärbt wurden, widerlegen. Im Gegensatz zu den tieferen Schichten, deren Reste in Fig. 1 zu sehen sind, wurde im Stratum corneum, wie Fig. 3 zeigt, der gesamte Zellinhalt bis auf die Membranen gelöst. An einzelnen

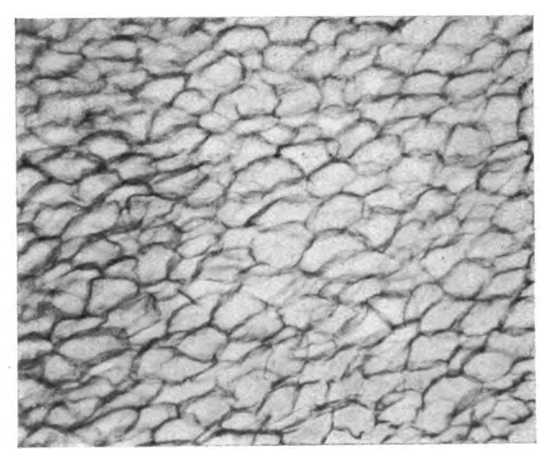


Fig. 3.
Sohlenhaut vom erwachsenen Mann, nach Amputation mit Formol durchspült. Gefrierquerschnitt mit Soda-Trypsin verdaut, dann mit Molybdänhämatoxylin gefärbt. Stratum corneum des in Fig. 1 wiedergegebenen Schnittes. Epithelfasern gelöst, leere Hornmembranen. Photographie. Vergr. 252fach.

Stellen waren nun die Zellen bei der Herstellung der Präparate etwas auseinander gewichen und da zeigte sich, daß jede von einer eigenen, deutlich gefärbten Membran umschlossen war. Außerdem ließ sich mit Immersion feststellen, daß diese Membranen nicht homogen sind, sondern entsprechend der erwähnten Abbildung von Merk deutliche Poren aufweisen, wovon ich mich auch an isolierten Hornzellen überzeugen konnte. Diese Poren entsprechen, wie später gezeigt wird, den auch im Stratum corneum vorhandenen Zellbrücken mit Fasern und Brückenknötchen.

Einen Einblick in die Entstehung dieser Membranen erhielt ich bei Behandlung von Gefrierschnitten durch frische Sohlenhaut mit verschiedenen Reagentien. Bei der durch 5%ige Natronlauge bewirkten

Quellung treten auch in den tieferen Schichten der Epidermis wabig erscheinende Membranen als Begrenzung der gequollenen Zellen auf, und ähnlich, wenn auch etwas schwächer wirkt 10%ige Essigsäure. Da der Übergang der Zellen aus dem Stratum lucidum in das Stratum corneum, wie später besprochen wird, meist mit einer Volumzunahme der Zellen verbunden ist, bei der wahrscheinlich der Schweiß eine Rolle spielt, dürfte dieser Vorgang, in ähnlicher Weise wie bei den beschriebenen Quellungen, vielleicht auch auf die endgültige Ausbildung der bereits als verdichtete Exoplasmaschichte vorgebildeten Hornmembran von Einfluß sein.

V. Die Interzellularlücken.

Während die helle Zone zwischen den Stachelzellen heute fast allgemein als ein System von Saftlücken aufgefaßt wird, erblicken einzelne Autoren hierin, wie bereits erwähnt, eine Zellmembran, die nach K. Unna (1910) sogar durch Färbung mit verschiedenen in Paraffinxylol gelösten Farbstoffen darstellbar sein soll. Mit Paraffin lassen sich aber, wie gleich gezeigt werden soll, gerade die Interzellularlücken füllen. Frieboes (VIII, 1922) behauptet sogar, daß interzelluläre Saftkanäle biologisch sinnlos wären, da die Epidermis einen zusammenhängenden Protoplasten darstellen soll, in dem die Flüssigkeitsbewegung durch die dochtartig wirkenden Epithelfasern erfolgt. De Moulin (1923, 1925) glaubt nun auf Grund von Untersuchungen in Gelatine und anderen dicken, kolloidalen Massen nachweisen zu können, daß sich erst durch die Kontraktion bei der Fixierung sichtbare Zellgrenzen und Interzellularspalten wie auch die Fasern bilden, die also nur Kunstprodukte wären. Mit Recht hat dagegen van Herwerden (1924) diese Untersuchungsmethode für nicht einwandfrei erklärt, da durch sie ursprünglich vorhandene Lichtbrechungsunterschiede aufgehoben werden und die Färbung der Kerne mit Methylenblau bei De Moulins Versuchen beweist ja, daß die Zellen unter diesen angeblich besonders natürlichen Bedingungen sehr rasch zugrunde gehen. Flemming (1895) hat aus der Schwärzung durch Silbernitrat, wie sie schon Krause (1844) an der Epidermis festgestellt hat, und aus den ganz ähnlichen Vergoldungsbildern geschlossen, daß die Interzellularlücken in geschichteten Pflasterepithelien, da andere Tatsachen gegen eine Kittsubstanz sprechen, zwar Lymphe enthalten, die aber eine andere Beschaffenheit haben dürfte, als in anderen Geweben. Dagegen meint Renaut (1897), daß sich in den basalen Schichten der Epidermis zwischen den Zellen eine mit Silber

sich schwärzende Kittsubstanz befindet, die dann eine halbflüssige Beschaffenheit annimmt, im Stratum lucidum und darüber aber wieder fest wird und in Form regelmäßig imprägnierter Linien dargestellt werden kann. Nach Prenant (1911) sind die Spalten von einer halbflüssigen Substanz erfüllt.

Daß in der Epidermis zwischen den Verbindungsbrücken der Zellen ein System von Interzellularlücken vorhanden ist, in dem Säfte zirkulieren und auch morphologische Elemente, wie amöboide Zellen durchwandern können, hat schon Bizzozero (1870, 1885) festgestellt und geht auch aus dem erfolgreichen Versuche von Key und Retzius (1881) hervor, durch Einstichinjektion mit Asphalt-Chloroformmasse ein System von feinen Gängen im Rete Malpighi der Epidermis von der Oberfläche der Papillen aus zufüllen, ohne daß dabei eine Sprengung der Zellen entstand. An dünnen Schnitten fanden sie um die Zellen Figuren von Körnern mit kleinen hellen Zwischenräumen. In die Hornschicht war die Masse nie eingedrungen, dagegen nicht selten in die Ausführungsgänge der Schweißdrüsen, die hiernach mit den interzellularen Bahnen des Rete in Zusammenhang stehen sollen. Auch Herxheimer (1889) hat mit der gleichen Masse unter höchst möglichem Druck die Interzellularräume der ganzen Epidermis mit dicht aneinander liegenden kleinsten schwarzen Tröpfchen gefüllt. A. Henle (1887) hat Haut vom Schweinerüssel mit einer Lösung von Olivenöl in Alkoholäther durchtränkt und dann mittels Osmiumbehandlung die Ölmasse in den Interzellularräumen des Stratum mucosum geschwärzt. H. Rabl (1896b) fand in einem Karzinom zwischen einer die Brückenknötchen verbindenden Membran und den Zellen rote Blutkörperchen, wobei die Interzellularbrücken von der Oberfläche bis zu den Knötchen eingezogen oder abgerissen waren. Durch Injektion von Karmin unter die Haut von Salamandern stellte Rabl fest, daß neben Wanderzellen auch Epithelzellen mit Körnchen beladen waren, die wahrscheinlich mit dem Lymphstrom hierher gelangt sind. Merk (1899) erhielt durch Injektion von Silbernitrat in die Beere von Zehen auch im interzellulären Netz des Rete feine Niederschläge, die sich ebenfalls bis in das Lumen der Schweißdrüsenausführungsgänge, aber nicht in die Hornschicht verfolgen ließen. Heidenhain (1911) fand im Epithel des embryonalen Rinderhufes oberhalb der basalen Zone in den weiten Interzellularlücken eine ziemlich stark färbbare Substanz und v. Schumacher (1918) beschreibt in der einige Zeit nach dem Tode mit Formalin injizierten Haut eines neugeborenen Nilpferdes stellenweise eine körnerbildende, sich wie Keratohyalin färbende Masse, die von den

Gefäßen aus die Kuppen der Papillen durchsetzend, in deren Umgebung die Interzellularlücken des Stratum spinosum füllt. KREIBICH (1922) fand in den Saftlücken bei Ödem Niederschläge und selbst echtes Fibrin, wie auch mit Sudan färbbare Lipoide. Durchwandernde Leukozyten können in den Interzellularspalten der menschlichen Epidermis häufig festgestellt werden und HOEPKE (1925) hat hierüber jüngst interessante Beobachtungen am spitzen Kondylom mitgeteilt, die später besprochen werden. REINKE (1906) meint nach Befunden im Epithel des Kiemenblattes von Salamanderlarven, daß solche Wanderzellen ursprünglich die Lücken und Brücken erzeugen, was ich nach Präparaten von embryonaler menschlicher Epidermis nicht bestätigen kann.

In Übereinstimmung mit diesen unanzweifelbaren Beobachtungen über das Vorhandensein von Interzellularlücken in der Epidermis stehen auch die Angaben von SCHNEIDER (1902), HEIDENHAIN (1907), STUDNIČKA (1909), GURWITSCH (1913), ROSENSTADT (1917), SCHAFFER (1922), PETERSEN (1922) und HOEPKE (1924b). WEIDENREICH (1900) führt die Verengerung der Interzellularlücken im Stratum granulosum auf den vermehrten Zug und Druck in dieser Schichte zurück. Das Ende dieses Systems bedarf jedenfalls noch der Aufklärung, und ebenso die angebliche Verbindung mit den Schweißdrüsengängen. Denn die Angaben von KEY und RETZIUS (1881) und von MERK (1899) beruhen auf Injektionsversuchen, mit denen zweifellos ein die natürlichen Grenzen weit überschreitender Druck verbunden war, wie HERXHEIMER (1889) auch ausdrücklich angibt. Ebenso dürften auch die Befunde v. SCHUMACHERS (1918) auf dem bei der Durchspülungsfixierung angewendeten Druck beruhen.

Um die Interzellularlücken in möglichst natürlichem Zustand zur Darstellung zu bringen, habe ich zunächst Stücke einer Sohlenhaut in einem mit Sudan gefärbten Paraffin eingebettet und ohne dieses zu lösen die aufgetrockneten Schnitte in Glyzerin-Gelatin eingeschlossen. Während sich hierbei keine genügenden Farbenunterschiede ergaben, trat das Paraffin bei Untersuchung im Polarisationsmikroskop durch seine Anisotropie deutlich als Inhalt der Interzellularlücken hervor. Zu einem viel besseren Ergebnis führte jedoch die bereits früher erwähnte Methode SCHMORLS mit Thionin-Pikrinsäure an Gefrierschnitten von der Sohlenhaut, womit auch der Vorteil einer viel geringeren Schrumpfung verbunden ist. Die hierbei entstehenden braunen Niederschläge lagern sich vorwiegend in den Gewebsspalten ab, im Bereiche des Stratum germinativum also in den Interzellularlücken, wie die Fig. 4—6 in

möglichst naturgetreuer Wiedergabe zeigen. Zwischen den basalen Zylinderzellen finden sich dunklere Straßen, die höchstens ausnahmsweise mit den ebenfalls gefüllten Spalten des Bindegewebes unmittelbar zusammenhängen. Wo der Niederschlag nicht gar zu dicht ist,

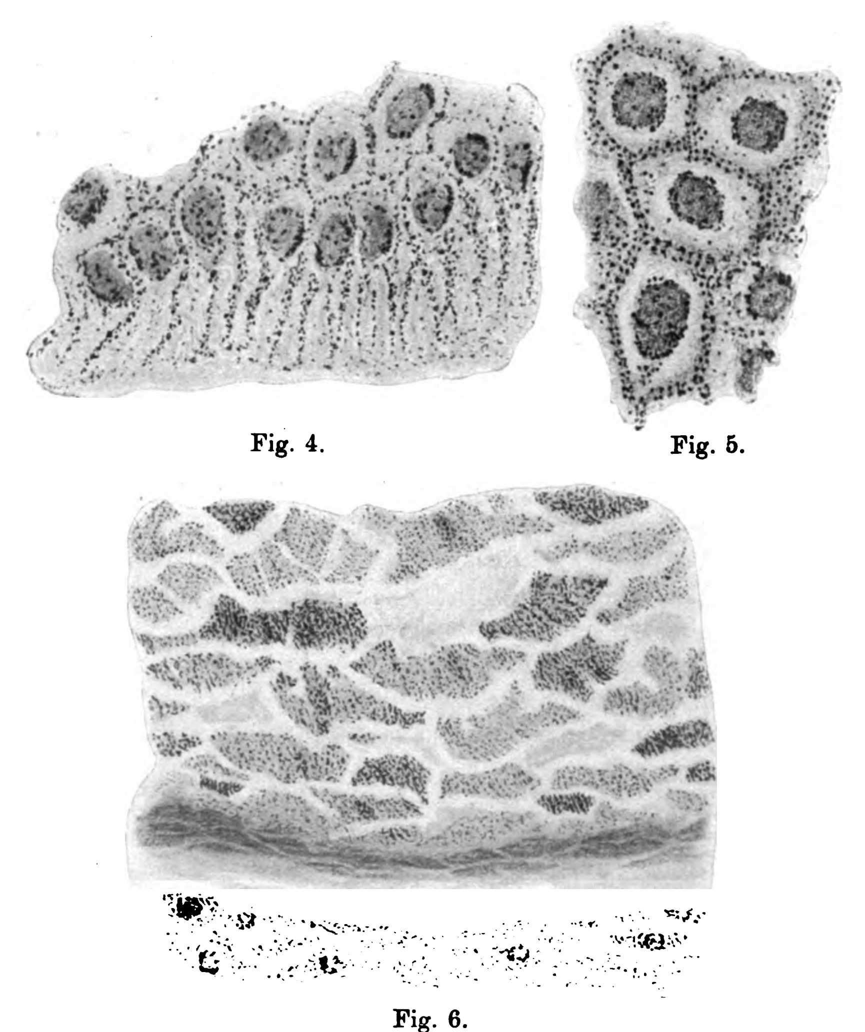


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 4—6. Sohlenhaut vom erwachsenen Mann, nach Amputation mit Formol durchspült. Gefrierquerschnitte mit Thionin-Pikrinsäure nach SCHMORL behandelt.

Fig. 4. Stratum cylindricum, Körnchen des Niederschlages in den Interzellularlücken vorwiegend eine Reihe bildend, bis an die Enden der Wurzelfüßchen reichend. Vergr. 1125fach.

Fig. 5. Stratum spinosum, Körnchen des Niederschlages in den Interzellularlücken zwei Reihen bildend, entsprechend dem Vorhandensein von Brückenknötchen. Vergr. 1084fach.

Fig. 6. Stratum granulosum, lucidum und corneum, keine Interzellularlücken, Körnchen des Niederschlages nur innerhalb der Hornzellen, aber in wechselnder Menge und entsprechend dem Verlauf der Fasern angeordnet. Vergr. 690fach.

zeigen sich regelmäßige Unterbrechungen, den Interzellularbrücken entsprechend, wie in Fig. 4 zu sehen ist. Im Bereiche des Stratum spinosum, wo die Brücken durch die Knötchen in der Mitte stark verdicht sind und diese eine fast zusammenhängende Reihe bilden, erscheinen die Körnchen des Niederschlages in zwei Reihen zwischen den Zellen angeordnet, wie Fig. 5 zeigt. In den oberen Lagen dieser Schicht werden die Abstände zwischen den beiden Reihen kleiner und die Körnchen spärlicher und unterhalb des Stratum granulosum verschwinden sie ganz, so daß sich in diesem und bis zur Oberfläche nirgends mehr Interzellularlücken nachweisen lassen, wie dies auch aus der Fig. 6 hervorgeht. Während sich aber im Stratum germinativum innerhalb der Zellen fast nur in dem Spalt um den Kern Niederschläge finden, und das Stratum lucidum ganz frei von Körnchen bleibt, zeigen sich im Stratum corneum große Mengen von solchen im Inneren der Zellen. Sie lassen hier eine Anordnung in Reihen vorwiegend mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche erkennen, wie dies dem Faserverlauf in den Hornzellen entspricht. Ihre Menge wechselt selbst in benachbarten Zellen beträchtlich, was mit später zu besprechenden Unterschieden in der Färbbarkeit der Zellen übereinstimmt. In den Oberflächenzellen finden sich weniger Niederschläge, wohl als Folge ihrer dichteren Beschaffenheit. Einen Zusammenhang der Interzellularlücken mit dem Lumen der Schweißdrüsengänge konnte ich nirgends nachweisen. Diese sind vielmehr auch innerhalb des Stratum germinativum überall von einigen Lagen von Zellen umgeben, die weder zwischen sich, noch innerhalb ihres Protoplasmas Niederschläge aufweisen. Das Saftlückensystem des Stratum germinativum ist somit überall gegen die Oberfläche zu abgeschlossen. An seiner Stelle dürfte sich zwischen den Zellen eine geringe Menge einer Kittsubstanz befinden, die sich, wie schon aus den Befunden von Krause (1844) hervorgeht, die ich bestätigen kann, mit Silbernitrat imprägniert und bei der Isolierung der Zellen durch Mazerationsmittel gelöst wird.

Nach Garten (1895) sollen sich die Interzellularräume bei Überkleidung von Hautdefekten erweitern und durch bessere Versorgung der Zellen mit Interzellularflüssigkeit die Kernteilungsvorgänge begünstigen. Hoepke (1924a, 1925) sieht in dem Saftstrom die Ursache für die Ausbildung der Zellzwischenräume und macht den Druck der strömenden Lymphe auch für die Entstehung der Epithelfasern und die stets senkrechte Stellung der Brücken auf der Zelloberfläche verantwortlich. Eine vermehrte Flüssigkeitsansammlung in den erweiterten

Interzellularspalten findet sich nach Kyrle (1925) unter pathologischen Verhältnissen bei der Spongiose und führt beim höchsten Grad durch Einreißen der stark gespannten Brücken zur Bildung endoepithelialer Bläschen. Wie schon Renaut (1897) angegeben hat, weist die Epidermis infolge der später zu besprechenden Veränderungen im Bau zwischen den fester zusammenhängenden Schichten des Stratum spinosum und corneum den schwachen Punkt auf, so daß es gerade hier verhältnismäßig leicht zu Spaltungen und durch Flüssigkeitsansammlung aus verschiedenen Ursachen zur Blasenbildung kommen kann. Durch solche Spalten wird das gerade unterhalb dieser Zone blind endende System von Interzellularlücken eröffnet, aus dem sich die unter stärkerem Druck stehende Interzellularflüßigkeit in die neu entstandenen Räume ergießt, wie die bekannten Erscheinungen bei der Entstehung von Druckblasen und bei Hautabschürfungen zeigen. Auch dieser Druck spricht gegen eine natürliche Verbindung zwischen Interzellularlücken und Schweißdrüsengängen.

VI. Die Interzellularbrücken.

Bizzozero (1870, 1885) hat festgestellt, daß Stacheln, die sich an benachbarten Zellen mit den Spitzen berühren und so Verbindungsbrücken bilden, sich nicht nur in den tieferen Schichten, sondern auch an der Oberfläche der Hornzellen in modifizierter Form und mitunter in linearer Anordnung finden. Sie erfahren nach Unna (1876) in der Körnerschicht eine Verkürzung und Verbreiterung, wodurch auch die Lücken verkleinert werden. Ranvier (1882) meint, daß die Brücken aus den von einer Zelle zur anderen ziehenden Fibrillen und einer sie auch innerhalb der Zellen umgebenden homogenen Substanz bestehen. Nach Cajal (1886) besitzen sie eine von der Zellmembran ausgehende Scheide und eine ähnliche Auffassung vertritt auch Kromayer (1892), während H. Rabl (1896b) dies unentschieden läßt. Interzellularbrücken finden sich nach Rabl (1897b) bis zum Stratum corneum, wo sie spärlicher werden und weiter gegen die Oberfläche ganz verschwinden. Renaut (1897) sagt, daß die Brücken, durch die die Fasern von einer Zelle zur anderen gehen, im Stratum granulosum nur mehr vereinzelt vorhanden sind, so daß dieses, wie bereits erwähnt, zwischen der durch Brücken fest verbundenen, darunterliegenden Zellschicht und den durch die Hornsubstanz verbundenen Zellen des Stratum corneum eingeschaltet, den schwachen Punkt der Epidermis darstellt. Nach Weidenreich (1900) erstrecken sich die Brücken als Fortsätze der Fibrillen von der Cutis bis ins Stratum granulosum

und werden dann verkürzt und unsichtbar, so daß unmittelbar unter dem Stratum corneum nur mehr Körnchen in der Membran zu sehen sind. UNNA (1903) erblickt in der Punktierung an der Oberfläche der Hornzellen den letzten Rest des Fasersystems der Stachelschicht, bezieht sich dabei aber auf die Befunde von RAUSCH (1897), die, wie später gezeigt wird, anders zu deuten sind. Nach PRENANT (1911) besitzen die Zylinderzellen feine Fortsätze zur Verbindung mit den Nachbarzellen, wie in den darüberliegenden Schichten, während in der untersten Lage des Stratum corneum keine solchen mehr vorhanden sind.

KOLOSSOW (1898) fand in allen Epithelien Interzellularbrücken, deren Ausbildung aber, wie auch STUDNIČKA (1909) festgestellt hat, wechselt. SCHNEIDER (1902) unterscheidet primäre Brücken, die zwischen den Basalzellen wie in einschichtigen Epithelien nicht Verlängerungen von Zellfäden sind, sondern die longitudinal aufsteigenden Fasern angrenzender Zellen in querer Richtung untereinander verbinden und keine Brückenkörner enthalten, während die sekundären Brücken mit Körnern aus einer unvollständigen Sonderung der Zellen bei der Teilung hervorgehen sollen. STUDNIČKA (1912) teilt die Zellbrücken, je nachdem die Zellen durch Membranen oder eine Grundsubstanz oder aber durch Interzellularlücken voneinander getrennt sind, in Plasmo- und Zytodesmen ein. Letztere finden sich in den Epithelien und können aus Endo- oder Exoplasma bestehen. Nach HEIDENHAIN (1911) sind die in der Richtung der Fasern liegenden Brücken kräftiger ausgebildet und stärker färbbar. Im Gegensatz zu diesen Angaben lehnt ROSENSTADT (1910, 1917) Interzellularbrücken als besondere Bildungen überhaupt ab und betrachtet sie nur als Fortsetzungen der Fasern, die bei ihrem Verlauf von Zelle zu Zelle die Interzellularräume passieren. W. J. SCHMIDT (1921) hat an den Zellbrücken in der Haut der Weichschildkröte Emyda granosa Doppelbrechung festgestellt, die hauptsächlich auf die durchtretenden Fasern zurückzuführen sein dürfte. Dagegen betrachtet SHAPIRO (1924) Brücken und Fasern als selbständige Bildungen, die sich verschieden färben und in wechselnder Weise unabhängig voneinander ausbilden, so daß ihre Richtung nur stellenweise zusammenfällt. Im Gegensatz zu den Fasern, die er Ereidesmen nennt, sollen die Brücken unabhängig von Zug und Druck angeordnet sein und als Differenzierungen des interfibrillären Protoplasmas die Zellen verbindende Nahrungsbahnen darstellen, weshalb er sie Deinoporen nennt. HOEPKE (1925) hat sich gegen diese Auffassung gewendet und vor allem betont, daß auch

die Brücken mechanischen Gesetzen unterstehen und daß sie zwischen den Basalzellen zwar sehr dünn sind, aber im Gegensatz zu anderen, meist einschichtigen Epithelien in der Epidermis immer Fasern enthalten.

Nach Foà (1900) gehen die Interzellularbrücken aus den Wänden geschlossener, polygonischer Kammern zwischen den embryonalen Epithelzellen hervor. Merkel (1904, 1908) und Rohde (1908) nehmen an, daß die Zellbrücken die Reste des ursprünglichen plasmodialen Verbandes sind, aus dem erst durch das Auftreten der Interzellularflüssigkeit Zellen entstehen. Dagegen stellt sich Kreibich (1922) die Entstehung der Brücken in der Weise vor, »daß zwei klebrige Kugeln aufeinanderstoßen und dann wieder voneinander abgezogen werden«, und meint, daß jede Brückenhälfte aus dem von der Zellmembran überzogenen Ende einer Radiärfaser besteht und durch das Brückenknöpfchen mit der darüberliegenden verbunden wird. Als gegen die Cutis vorgeschobene Zellbrücken faßt Kreibich auch die Wurzelfüßchen der Basalzellen auf, in denen Studnička (1909) die Endanschwellungen der Fibrillen dieser Zellen erblickt hat. Ihre Ausbildung ist, wie Welti (1924) angibt, einem beträchtlichen Wechsel unterworfen.

Bei der Mitose bleiben die Brücken im Epithel erhalten, wie Flemming (1895) angibt und auch aus den Befunden Hoepkes (1925) hervorgeht. Diese beiden Autoren haben auch, ebenso wie Reinke (1906) an verschiedenen Objekten festgestellt, daß die Brücken von durchwandernden Leukozyten zerrissen werden und sich danach wieder neu bilden, und H. Rabl (1896b) fand sie an Stellen, wo rote Blutkörperchen in der Epidermis lagen, bis zu den Knötchen eingezogen.

Während Garten (1895) den Interzellularbrücken eine Kontraktionsfähigkeit zugesprochen hat, betrachtet sie Heidenhain (1907) als Leitungswege für Reize, wodurch jene Einheit der Funktion ermöglicht wird, die nicht bloß die Summation der Einzelleistungen einer Vielzahl diskreter Zellen ist. Vor allem aber wird den Interzellularbrücken eine mechanische Bedeutung beigelegt; sie dienen nach Gurwitsch (1913) der Kohäsion und Zugfestigkeit der Epithelhäute, doch meint Krieg (1922), daß sie in der Keimschichte wegen der leichten Verschieblichkeit der Zellen bei der Vermehrung nicht fest sein können, nach oben sich aber durch die durchlaufenden starren Fasern konsolidieren.

Die Meinungsverschiedenheiten beziehen sich hiernach hauptsächlich auf das Schicksal der Interzellularbrücken oberhalb des Stratum spinosum und auf ihren Bau, insbesondere auf das Verhalten der

Protoplasmafasern zu ihnen. Sehr wichtig erscheint es mir, Brücken und Fasern als zwei ganz verschiedene Bildungen auseinander zu halten, ohne daß ich aber die Auffassung SHAPIROS (1924) in allem teilen kann. Die Fasern verlaufen nach meinen Befunden überall durch die Brücken, doch gibt es zwischen den basalen Zylinderzellen der Epidermis, wie auch in anderen Epithelien Brücken ohne nachweisbare Fasern, die eine sekundäre Verstärkung für die Brücken bilden. Geht man von dem Vorhandensein des zur Ernährung der vielschichtigen Epidermis nötigen Interzellularlückensystemes aus, so erscheinen die Interzellularbrücken als dessen notwendige Folge. Sie dienen zunächst dem Zusammenhang der Zellen, vielleicht auch der Reizleitung, während ein Stoffaustausch, für den ja jene Spalten im Stratum germinativum vorhanden sind, durch die Interzellularbrücken höchstens in beschränktem Ausmaß erfolgt. Bei Füllung der Interzellularlücken mit SCHMORLS Thionin-Pikrinsäureniederschlägen treten die Brücken, wie bereits früher erwähnt wurde und in Fig. 4 zu sehen ist, auch zwischen den basalen Zylinderzellen und ihren Wurzelfüßchen deutlich hervor. Noch besser konnte ich sie in der Epidermis der Beugeseite von Hand und Fuß an dünnen, nach MALLORY oder mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin gefärbten Celloidinschnitten hier, wie auch im Stratum corneum überall darstellen.

Die Interzellularbrücken zeigen in den verschiedenen Schichten ein wechselndes Verhalten. Während sie im Stratum cylindricum meist wenig hervortreten, ist ihre Länge im Stratum spinosum stellenweise sehr beträchtlich; sie hängt von dem Druck der Interzellularflüssigkeit, vor allem aber von den hier vor sich gehenden Verschiebungen der Zellen ab. Auch die Dicke der Brücken wechselt ebenso wie die der Fasern und Knötchen in ihnen, entsprechend den mechanischen Verhältnissen. Mit dem Verschwinden der Interzellularlücken werden auch die Brücken im Stratum granulosum kürzer und zugleich infolge der Veränderungen an den Fasern dünner. Im Stratum lucidum konnte ich plasmatische Brücken zwischen den eng aneinander liegenden, geschrumpften und teilweise miteinander verzahnten Zellen meist nicht deutlich wahrnehmen. Erst im Stratum corneum treten sie infolge der Volumszunahme der Zellen mit ihren Knötchen trotz geringer Länge und Dicke wieder deutlich hervor.

Die Einteilungen SCHNEIDERS, vor allem aber STUDNIČKAS, nach dem wechselnden Bau der Brücken scheinen mir von einer unrichtigen Auffassung auszugehen, da diese Interzellularbrücken, wie ich (1925) an anderer Stelle ausgeführt habe, nur eine besondere Form

der in verschiedenen Geweben vorkommenden Zellverbindungen darstellen. Sie bestehen in der Epidermis vor allem aus dem Protoplasma der Zellen, das hier überall eine Grenzschicht gegen die Interzellularspalten bildet. Von einer Zellmembran sind sie auch im Stratum corneum nicht überzogen, da die Hornmembran, wie bereits festgestellt wurde, den Brücken entsprechende Poren zeigt. Protoplasmafasern konnte ich in den Brücken zwischen den basalen Zylinderzellen nicht nachweisen, wohl aber in den gegen das Stratum spinosum gerichteten Brücken. Ebenso wie in diesem bilden die Fasern auch im Stratum corneum einen Bestandteil der Brücken und dienen offenbar aus mechanischen Gründen zu deren Verstärkung. Dementsprechend konnte ich an solchen Interzellularbrücken auch in der menschlichen Epidermis deutliche Doppelbrechung feststellen. Teils sind es einzelne, mehr oder weniger dicke, teils auch, wie im Stratum corneum, Bündel von sehr dünnen Fasern, die durch die Zellbrücken hindurch zu ziehen scheinen. Sehr gut läßt sich dies an nachträglich osmierten Gefrierschnitten oder bei Färbung mit Molybdänhämatoxylin verfolgen. Da die Ausbildung der Fasern in den Brücken mit den mechanischen Verhältnissen wechselt, lassen sich daraus keine prinzipiellen Unterschiede zwischen den Brücken an verschiedenen Stellen ableiten.

Daß durch die Interzellularbrücken ein ununterbrochener, plasmatischer Zusammenhang der Zellen innerhalb der Epidermis vermittelt wird, kann besonders im Stratum cylindricum nicht bestimmt widerlegt werden, erscheint aber unwahrscheinlich, da die Zellen vollkommen voneinander isolierbar sind, und in den sonst gleichartigen Zellen der höheren Schichten die Brückenknötchen als scheinbare Grenzen deutlich hervortreten. Diese Gründe sprechen hier auch gegen eine ununterbrochene Verbindung der Zellen durch die Fasern und auch die bereits erwähnten Beobachtungen beim Durchwandern von Leukozyten scheinen zu beweisen, daß jede Brücke aus zwei zu den entsprechenden Zellen gehörigen Hälften besteht.

Die Interzellularbrücken stehen im allgemeinen, wie auch Hoepke (1924, 1925) hervorhebt, senkrecht auf der Oberfläche der durch sie verbundenen Zellen, so daß es schon aus diesem Grunde zwischen den parallen Flächen der Zellen zu keinen Überkreuzungen von Brücken kommt, wovon ich mich auch durch eigens darauf gerichtete Untersuchung überzeugt habe. Nur an den Kanten und Ecken der Zellen können Unregelmäßigkeiten entstehen, die sich aber an genügend dicken Schnitten auch meist auflösen lassen. Damit erscheinen aber

die Voraussetzungen für das von Hoepke (1925) in Fig. 6 gegebene Schema zur Erklärung der Brückenknötchen unrichtig, worauf im nächsten Abschnitt näher eingegangen wird. Auch in Hoepkes Fig. 5 ist zwischen den Flächen zweier Zellen trotz vorhandener Knötchen von einer Kreuzung der Brücken meist nichts zu sehen, und dasselbe zeigt das von mir in Fig. 7 wiedergegebene Photogramm.

VII. Die Brückenknötchen.

Als Bizzozero (1870) die Brückenknötchen entdeckte, hielt er sie für die Verschmelzungsstellen der Brückenfäden. Während sich aus den bisherigen Ausführungen bereits manche Anhaltspunkte für die Richtigkeit dieser Auffassung ergeben, werden von vielen Autoren gerade auch in der neuesten Zeit ganz andere Ansichten vertreten. Ranvier (1879a) erblickt in den Brückenknötchen elastische Organe, die eine Erweiterung der Safträume zwischen den Zellen gestatten. Kromayer (1897a) meint, daß die Knötchen, da die Zellen ursprünglich durch Teilung entstanden sind, eher Trennungs- als Vereinigungspunkte darstellen, doch hält er sie ebenfalls für elastisch und betrachtet die Anschwellungen als Kunstprodukte, die durch das Zusammenziehen und Verdicken der Stacheln infolge der verschiedenen Spannungen in der zerschnittenen Epidermis entstehen. Sie sollen bald in der Mitte, bald nach den Seiten einer Zelle hin liegen, während ihre Gestalt von einer spindelförmigen Anschwellung bis zu einem fast rund ovalen Knötchen wechselt, wie sie auch bald im ganzen Schnitt, bald nur an einzelnen Stellen vorhanden sein sollen. An langen Fasern und an kurzen Stacheln hat sie Kromayer nie gesehen. Nach Kollossow (1898) fehlen die Knötchen in den Brücken zwischen den basalen Zellen und sind auch zwischen den unmittelbar darüberliegenden höchstens andeutungsweise ausgebildet, während sie in den mittleren Schichten bei erweiterten Interzellularräumen immer vorhanden sind, in verengten dagegen fehlen sollen. Er hält die Knötchen daher ebenfalls nicht für präformierte und auch nicht für elastische Organe, sondern meint, »daß beim Auseinanderrücken benachbarter Zellen hauptsächlich die Brückenenden ausgedehnt werden, während ihre Mitte fast keiner Veränderung unterliegt und daher als rundliche oder vielmehr als walzenförmige Verdickung erscheint«. Nach Unnas (1903) Auffassung sind die sich mit dem Safranin seiner Epithelfaserfärbung stark färbenden Knötchen »derjenige Teil der Fasern, welcher in dem äußerst feinen Kapillarraum zwischen beiden Zellmembranen nackt zutage tritt«. Sie sind erst in der zweiten Reihe der Stachel-

zellen zu sehen, doch lassen mitunter dicke und stark gefärbte Fasern keine Knötchen erkennen. Ebenso faßt SCHRIDDE (1905) die Knötchen als spindelförmige Verdickungen der nackten Fasern im Interzellularraum auf, mit dessen Verschmelzung sie knopfförmig werden.

Dagegen hat schon A. HENLE (1887) diese Gebilde für den »Ausdruck schief oder quer sich kreuzender Stachelreihen« gehalten und eine unmittelbare Verbindung der Zellen durch die Stacheln angenommen. Auch MEURMAN (1912) erklärt die Brückenknötchen teilweise als optische Täuschungen und ebenso lehnt ROSENSTADT (1910, 1917) infolge seiner Deutung der Interzellularbrücken als bloße Fasern die Knötchen als Bestandteile jener überhaupt ab und erklärt die scheinbaren Verdickungen als Querschnitte angelagerter, die ersteren kreuzender Fasern von gleichem Bau und sehr unregelmäßigem Vorkommen. Auch v. SCHUMACHER (1918) meint, daß die Knötchen »wahrscheinlich quergetroffene Protoplasmafasern, zum Teil Verdickungen in den Knotenpunkten zweier sich kreuzender Protoplasmafasern« sind. Letztere Auffassung teilt auch HOEPKE (1924a, b) und neuerdings hat HOEPKE (1925) versucht, dies durch ein Schema zu veranschaulichen. Dieses zeigt die Fasern radiär vom Mittelpunkt der Zellen sich teilweise in schiefer Stellung über die Oberfläche der Zelle hinaus fortsetzen, so daß sie sich mit denen benachbarter Zellen kreuzen. Doch sagt HOEPKE (1924, 1925) selbst wiederholt, daß die Brücken infolge des Druckes der interzellulären Flüssigkeit senkrecht auf der Oberfläche der Zellen stehen, die ja mit parallelen Flächen aneinander grenzen, so daß Überkreuzungen der Brücken, wie bereits festgestellt wurde, höchstens an den Kanten und Ecken möglich sind, was meine Befunde auch bestätigen. Die Fasern gehen nicht so vollkommen radiär von einem Mittelpunkt aus und verlaufen in den Brücken meist senkrecht von einer Zelle zur anderen, ohne daß es zu Kreuzungen kommt, wie in Fig. 7 und auch in HOEPKES (1925) Abbildungen vom spitzen Kondylom vielfach zu sehen ist.

Im Gegensatz zu diesen Autoren, von denen die Brückenknötchen nicht als solche betrachtet werden, sondern verschiedene andere Deutungen erfahren und mehr oder weniger als Kunstprodukte oder Täuschungserscheinungen hingestellt werden, halten andere Autoren mehr an der ursprünglichen Auffassung fest, ohne aber in ihrer Deutung vollkommen übereinzustimmen. REINKE (1894) meint, daß die Brückenknötchen vielleicht multiple Zwischenkörperchen darstellen,

wie sie bei der Zellteilung auftreten. H. RABL (1897b) hat sie als mehr oder weniger fixe Grenzpunkte der Zellen betrachtet, also eine elastische Beschaffenheit abgelehnt, und sie besonders zu den bei der Teilung von Pflanzenzellen auch außerhalb der Spindelfasern in plasmatischen Fäden auftretenden Dermatosomen in Beziehung gebracht, durch deren Zusammenfließen zunächst die Zellplatte und weiterhin die Zellmembran entsteht. RABL schlägt daher auch den gleichen Namen für diese Gebilde vor, während SCHAFFER (1922) später die Bezeichnung Desmosomen gebraucht. Auch WEIDENREICH (1900) spricht ihnen nur eine genetische Bedeutung aus der Zeit der Zellteilung zu. Er findet in den Brücken stets, von der Basis bis zur Oberfläche, knötchenförmige Verdickungen, die sich aber mit der Länge der Brücken ändern. Im Stratum corneum soll jedoch die Verbindung der Zellen nicht mehr durch Brücken oder durch eine Kittsubstanz, sondern durch eine Verzahnung der Zellen bewirkt werden, indem die Knötchen in der Mitte durchreißen und die getrennten Stücke sich gegeneinander ein wenig seitlich verschieben. SCHNEIDER (1902) stellt die Knötchen, die er Desmochondren nennt, den Schlußleisten und Kutikulae an die Seite. Durch entsprechend gelagerte Körner sollen die peripher gestellten Fäden benachbarter Zellen miteinander verkleben und sich in Brücken ausziehen, so daß beim Durchwandern von Leukozyten jeder der beiden voneinander getrennten Zellen Hälften der Körner anliegen. Dagegen gibt REINKE (1905) an, daß die Brückenknötchen ebenso wie die Zwischenkörperchen der Tochterzellen, die Schlußleisten und Kutikularsäume dem Eindringen von Wanderzellen Widerstand leisten. POLVERINI (1904) fand die Knötchen in den Brücken bei Myxödem trotz Erweiterung der Lücken in normaler Zahl und Größe, weshalb sie nicht als elastische Gebilde aufgefaßt werden können. FAVRE und REGAUD (1910) weisen darauf hin, daß die Brückenknötchen dieselbe Dicke und Färbbarkeit haben, wie die basalen Fasern, die als erste Entwicklungsstufen der Epithelfasern erscheinen. Nach KREIBICH (1922) werden die Radiärfasern durch die Knötchen zu den Interzellularbrücken vereinigt, was auch KYRLE (1925) annimmt. SHAPIRO (1924) gibt an, daß die Knötchen ausnahmslos in allen Brücken vorhanden sind, aber während der Mitose unsichtbar werden. Dies hat aber HOEPKE (1925) als unrichtig bezeichnet, wie auch seine Abbildungen zeigen.

H. RABL (1896b) hat mitunter zwischen den Brückenknötchen Verbindungslinien gesehen, die er für eine Membran hält, und meint, daß die Knötchen die Knotenpunkte eines Netzes an der Oberfläche

der Zellen darstellen. KROMAYER (1897a) und WEIDENREICH (1900) sagen, daß sie nie eine solche Verbindungslinie gesehen haben. Dagegen hat STUDNIČKA (1915) in der Chorda eines Knochenfisches ähnliche Membranellen zwischen den Zellen beschrieben und HOEPKE (1925) findet im spitzen Kondylom die Knötchen nicht selten durch Zwischenbrückenfasern verbunden, die er für abgedrängte Fasern des Faserkorbes in den Zellen und teilweise auch für Stücke von kreuzenden Fasern hält. Ich habe in den zahlreichen darauf untersuchten Präparaten von der normalen Haut der Fingerbeere, der Hand- und Fußfläche solche Verbindungslinien zwischen den Brückenknötchen nicht gefunden, konnte aber wiederholt feststellen, daß die Knötchen fast bis zur Berührung nahe an einander liegen können, wodurch ja auch die in der früher besprochenen Fig. 5 wiedergegebene Anordnung der Thionin-Pikrinräureniederschläge in zwei Reihen zustande kommt. Scheinbare Verbindungslinien zwischen den Knötchen können auch durch tieferliegende Kanten von Zellen entstehen, was aber RABL bei seinen Befunden berücksichtigt hat.

Über die Brückenknötchen herrschen somit ganz verschiedene Ansichten, sowohl bezüglich ihrer realen Existenz überhaupt, wie auch hinsichtlich ihrer Verbreitung und Bedeutung. Daß es wirklich Verdickungen der Zellbrücken in der Epidermis gibt, konnte ich an jedem geeigneten Schnitt von verschiedenen Stellen der Haut nach entsprechender Färbung, z. B. mit Molybdänhämatoxylin, feststellen. So treten sie auch in Fig. 7 deutlich hervor. Bei Färbung mit Fuchsin und MALLOYS Gemisch heben sie sich besonders im Bereiche des Stratum spinosum oft sehr schön durch einen stärker roten Ton in den mehr gelb gefärbten Zellbrücken ab, doch lassen sich ähnliche Unterschiede auch mit starker, progressiver Färbung dünner Schnitte mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch und Eosin erzielen. Am schärfsten aber treten die Brückenknötchen mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin hervor, wenn man langsam aber ziemlich weitgehend differenziert, bis die Fasern nur mehr in einem gelblichen Ton erscheinen, entsprechend der Fig. 8. Das Verhalten der Fasern zu den Knötchen läßt sich besonders gut an nachträglich osmierten Gefrierschnitten von Formolmaterial verfolgen, wobei jede Täuschung durch verschiedene Differenzierung ausgeschlossen ist. Obwohl diese Präparate infolge der ungemein dichten Faserung in den etwas dickeren Schnitten bei Mangel verschiedener Farben im Photogramm sehr verlieren, treten die Brückenknötchen doch auch in Fig. 9 deutlich im Verlaufe der Fasern hervor.

So läßt sich mit diesen Methoden einwandfrei feststellen, daß die Knötchen weder Querschnitt noch Kreuzungsstellen von Fasern sind, die außerdem, wie bereits auseinandergesetzt wurde, an den meisten Stellen, wo sich Knötchen finden, parallel zueinander und senkrecht zur Oberfläche der Zellen verlaufen. Schließlich widerspricht jenen Auffassungen auch das Verhalten der Knötchen in den verschiedenen Schichten, das überall in Übereinstimmung zu dem wechselnden Verhalten der Fasern steht. Im Stratum cylindricum konnte ich in den Brücken ebensowenig Knötchen wie Fasern nachweisen, während im Stratum spinosum beide dem stärksten Wechsel



Fig. 7.



Fig. 8.

Fig. 7 und 8. Haut von der Fingerbeere eines 20jährigen Mannes, nach Amputation in ZENKERS Flüssigkeit fixiert. Zelloidinquerschnitte.

Fig. 7. Molybdänhämatoxylin. Stratum spinosum, Form der Zellen, Fasern, Brücken und Brückenknötchen. Photographie. Vergr. 525fach.

Fig. 8. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Stratum corneum, Größenzunahme der Zellen, andere Faserung, Brückenknötchen. Photographie. Vergr. 525fach.

unterworfen sind, wie auch in Fig. 7 zu sehen ist. An verschiedenen Seiten ein- und derselben Zelle können die Brückenknötchen teils kugelrund, teils spindelförmig oder wurstartig in die Länge gezogen erscheinen, wobei sich die Abhängigkeit von den Fasern und damit von den mechanischen Verhältnissen am besten zeigt. Im Stratum granulosum haben die Knötchen eine viel gleichmäßiger kugelige Form, während sie im Stratum lucidum meist wenig deutlich hervortreten und vielfach nur als Zähnchen an den sich besonders in Gefrierschnitten stellenweise voneinander trennenden Zellen erscheinen. Doch konnte ich auch in dieser Schicht an einer mit Sublimat-Eisessig fixierten Fingerhaut die Knötchen mit Eisenhämatoxylin isoliert darstellen. Im Stratum corneum sind überall Brückenknötchen als

kleine, runde, dichtgelagerte Gebilde zwischen den eng aneinander liegenden Zellen nachweisbar. Oft scheinen sie, wie in Fig. 9, allein die Zellgrenzen zu bilden, doch sind sie auch hier in der Hauptrichtung der Faserung am stärksten ausgebildet, was in Fig. 8 besonders deutlich hervortritt. Kreuzungen von Fasern erscheinen hier aber schon infolge des Mangels von Interzellularlücken ausgeschlossen.

Neben diesen Beziehungen zu den Fasern und der leichten Isolierbarkeit der Zellen scheint mir der Vergleich mit zwei ähnlichen Bildungen für die Beurteilung der Brückenknötchen besonders wichtig. Dies sind die bei der Zellteilung in den Spindelfasern und plasmatischen Fäden auftretenden Zwischenkörperchen und Dermatosomen, auf die besonders H. Rabl (1896b) hingewiesen hat, und eigenartige »Verschmelzungsknoten«, die nach Brück (1914) bei der Entwicklung von Anodonta und anderen Muscheln während der parasitären Periode an der Berührungsstelle der Myoblasten und der Zellen des ektodermalen Haftepithels die sich entwickelnden Muskelfibrillen einerseits und die Epithelfasern andererseits miteinander verbinden; meist verschwinden diese Knötchen dann bald mit der Grenzmembran zwischen beiden Geweben, so daß die Muskelfibrillen nunmehr untrennbar mit den Epithelfasern verschmolzen und durch diese an die Schale befestigt sind. Wenn sich diese Angaben bestätigen, würden hier Knötchen als Bindeglieder zwischen Fibrillen ganz verschiedener Gewebe erscheinen, während das Auftreten der Zwischenkörperchen bei der Zellteilung mit der beginnenden Trennung der Spindelfasern zusammenhängt. In analoger Weise scheinen mir die Brückenknötchen in der Epidermis eine Kittsubstanz zwischen den Protoplasmafasern in den Brücken benachbarter Zellen darzustellen, weshalb auch beide in der Richtung des größten Zuges am stärksten entwickelt sind. Die Lösung dieser Kittsubstanz durch Mazerationsmittel ermöglicht die Isolierung der Zellen.

VIII. Die Fasern der Epidermis.

Unter den faserigen Differenzierungen der Epidermis nehmen die Spiralfasern der basalen Schichten, die allmählich in die Faserung der höheren Schichten übergehen, nur insofern eine besondere Stellung ein, als sie infolge ihres eigentümlichen Verhaltens verschiedene Deutungen erfahren haben. Herxheimer (1889) hat bei der ersten Beschreibung dieser Gebilde angegeben, daß sie genau am Epidermisrande beginnen, zwischen den zelligen Elementen hindurchziehen und sich dabei teilen, im Stratum granulosum aber nicht mehr vorkommen und vielleicht ein Saftkanälchensystem darstellen. Eddowes (1890)

hielt die nicht immer spiralig verlaufenden Fasern für Fibrin, das sich in den Lymphspalten zwischen den Zellen bildet. KROMAYER (1890) hat dagegen festgestellt, daß es sich bei diesen Gebilden weder um elastische Fasern, Nervenfasern oder Kunstprodukte, noch um ein Saftkanalsystem, sondern um Fibrillen im Zellkörper handelt, die teilweise durch mehrere Zellen ziehen, in die bekannten Epithelfasern übergehen und in der Körnerschicht in die Eleidinkörner zerfallen. Das eigentümliche büschelförmige Auftreten erklärt KROMAYER durch starke Anhäufung an den Berührungskanten mehrerer Zellen. Dagegen meint EHRMANN (1892, 1897), daß neben Fasern, über deren Lage und Bedeutung er nichts Sicheres aussagen kann, auch verschiedene andere protoplasmatische Bestandteile der Zellen WEIGERTS Fibrinfärbung annehmen, deren Ausfall vor allem von der damit verbundenen Schrumpfung abhängt, auf die möglicherweise auch die spiraligen Formen zurückzuführen sind. Von HERXHEIMER und MÜLLER (1896) wurden diese Gebilde dann teils für Protoplasmafasern, teils für geschrumpfte Zellkonturen gehalten und neuerdings wieder von KOGOJ (1923) als Duplikaturen der Zellmembran aufgefaßt, in die vielleicht Enden von Epithelfasern eingeschlossen sind. Auch KYRLE (1925) sagt, daß sie nur im Schnitt als Fasern oder Fäden erscheinen, in Wirklichkeit aber zarte Membranen sind. VAN DER STRICHT meint in einer Bemerkung zu einem Vortrag von BENEKE (1893), daß sie sowohl im Inneren, als an der Peripherie und zwischen den Zellen liegen und deutet sie auch als durch den Druck ausgezogene Interzellularbrücken. Von KRAUS (1904) aber wurden die korkzieherartig gewundenen Fasern für Fortsätze feinster, noch im Kutisgewebe liegender Fibrillen des Bindegewebes gehalten, wie auch HOEPKE (1925) einen Zusammenhang der Spiralfasern, die in die Basalmembran eindringen, mit Bindegewebsfasern für möglich hält, wogegen bereits Stellung genommen wurde.

Dagegen hat KROMAYER (1892, 1897) seine Auffassung auch weiter vertreten und behauptet, daß die Spiralfasern durch feinste Reiserchen mit denen der benachbarten Zellen verbunden sind, was ich aber mangels von Fasern in den entsprechenden Zellbrücken, wie früher festgestellt wurde, nicht bestätigen kann. Ebenso haben H. RABL (1896 b, 1897 b), WEIDENREICH (1900) und UNNA (1903) die Spiralen als innerhalb der Zellen liegende Protoplasmafasern gedeutet, die von Natur aus spiralig verlaufen, da Schrumpfungen als Ursache hierfür, wie RABL (1897 b) mit Recht betont, auch an den übrigen Fasern die gleiche Wirkung haben müßten. Andere in der basalen Schicht be-



schriebene Faserbüschel hält H. Rabl (1901) für abgeschnittene Zellteile mit Fasern. Joseph (1902) meint, daß die Spiralen den Druck zum Teil in Zug umwandeln. Während Schridde (1905) wohl infolge unvollkommener Färbung behauptet, daß sie erst in einem gewissen Abstand von den Wurzelfüßchen beginnen, hält Studnička (1909) ihre Endanschwellungen für die Wurzelfüßchen und auch Welti (1924) schließt aus dem Verhalten des mitunter vorhandenen Pigmentes, daß sie in diese eingeschlossen sind. Favre und Regaud (1910) meinen, daß die Spiralen, die in manchen sich auch sonst unterscheidenden Zellen fehlen und bis in die nächsten Zellen hineinreichen können, das Chondriom der Epidermiszellen darstellen und vielleicht Entwicklungsstufen der Epithelfasern sind, von denen sie sich in Aussehen, Verlauf, Verbreitung, Lage und Färbbarkeit unterscheiden. Sie sollen aus dem Blut die nötigen Stoffe für die Zellen absorbieren. Nach Argaud (1914) treten sie bei Embryonen von 5–6 Monaten innerhalb der Zellen auf, werden dann zahlreicher und durchziehen zur Zeit der Geburt spiralig sowohl das Protoplasma der Zellen, wie die Interzellularräume. Shapiro (1924) hält die Spiralen im Gegensatz zu anderen endoplasmatischen Fasern für stark entwickelte exoplasmatische Protoplasmafasern, die am besten dort entwickelt sind, wo starke elastische und kollagene Fasern aus dem Korium in senkrechter Richtung gegen die basale Schicht der Epidermis ziehen.

Besonders klar tritt das Verhalten der Spiralfasern in den mit Trypsin behandelten Schnitten von der Sohlenhaut hervor. Außer den spitzen Ausläufern des Korium sind, wie in der Fig. 1, nirgends weiter zwischen oder in die Epithelzellen eindringende Fasern zu sehen. Die Spiralfasern aber stellen ausschließlich innerhalb der Zellen liegende Protoplasmafasern dar, die mit den mesenchymalen in keiner unmittelbaren oder kontinuierlichen Verbindung stehen, sondern zwischen deren Enden in den Wurzelfüßchen, von einer dünnen Protoplasmaschicht umgeben, beginnen, gegen die oberen Zellenden teilweise eine Aufspaltung erfahren können und in den Interzellularbrücken mit gleichartigen oder feineren Fasern der darüber liegenden Zellen in Verbindung stehen. Sie können so durch mehrere Zellen, oder, wie in der dicken Epidermis der Sohlenhaut, besonders im Bereiche der Falten zwischen den Drüsenleisten, fast durch die ganze Dicke des Stratum spinosum in Bündeln emporziehen und lassen sich hier durch weitgehende Differenzierung bei Färbung mit Heidenhains Eisenhämatoxylin oder bei der Gramschen Färbung infolge ihrer größeren Dicke fast allein zur Ansicht bringen. Sie verlaufen auch

bei möglichster Vermeidung von Schrumpfungen an Gefrierschnitten nach Durchspülungsfixierung spiralig und liegen, wie ich auch an Flachschnitten festgestellt habe, in der unmittelbaren Umgebung des Kernes, können also nicht dem Exoplasma zugerechnet werden. Schließlich gehen die Spiralfasern, die erst in den höheren Schichten auch gegen die seitlich benachbarten Zellen ziehen, in das übrige Epithelfasersystem über, von dem sie nur eine, den besonderen mechanischen Verhältnissen angepaßte Form darstellen. Vielleicht können sie als ein Bindeglied zu den eigentümlichen, als EBERTsche Stränge bekannten Gebilden in der Epidermis von Amphibienlarven aufgefaßt werden, die sich durch besondere Dicke und gewundenen, nach oben verzweigten Verlauf auszeichnen und mit der Metamorphose verschwinden. Hierin kann ich nach eigenen Befunden bei Pelobates fuscus die Angaben von STUDNIČKA (1909) bestätigen, nicht aber die von SAGUCHI (1913) behauptete Umwandlung zur Basalmembran mit Übergang in das darunter liegende Bindegewebe.

Von den Epithelfasern in der menschlichen Epidermis sagt RANVIER (1882), daß sie in der Nähe des Kernes ein dichtes Geflecht bilden und überall von einer homogenen Substanz umgeben durch die Interzellularbrücken in die benachbarten Zellen übertreten. ZANDER (1888) hat in seinen A-Zellen des Stratum corneum ein Hornnetz beschrieben. Nach BLASCHKO (1889) bauen sich die Retezellen aus Bündeln parallel verlaufender Fibrillen auf, die einander kreuzen und sich oft durch viele Zellen verfolgen lassen. Diese fibrilläre Struktur erstreckt sich bei allen Horngebilden durch alle Stadien des Verhornungsprozesses. KROMAYER (1892) hat die Fasern, auch gegenüber BENEKE (1894), der in ihnen kutikulare, membranartige Bildungen sehen wollte, als echte Protoplasmafasern bezeichnet, die wegen der durchwandernden Leukozyten dehnbar und kontraktionsfähig sein sollen und, wie er (1899) später besonders ausführlich darlegt, eine funktionelle Struktur darstellen. Nach BEHN (1892) sind die intrazellularen Fäden im Stratum corneum mit Pepsin verdaulich, können daher nicht aus Keratin bestehen. H. RABL (1896b, 1897a, b) rechnet die Protoplasmafasern, die nicht nur an der Oberfläche liegen, zur Filarsubstanz des Zellkörpers. Sie durchziehen auch die Zellen des Stratum granulosum, lucidum und corneum und verbinden sie, teilweise durch eine homogene Zwischensubstanz verdickt, mit ihren Nachbarn. Innerhalb der Zellen des Stratum spinosum verlaufen die Fasern nach H. RABL (1901) teils schräg sich überkreuzend, teils in konzentrischen Kreisen um den Kern und sind im Inneren schwächer, außen stärker. Auch

in den Hornzellen der Beugeseite von Hand und Fuß sollen sie einen ähnlichen Verlauf aufweisen. RENAUT (1897) spricht von einer unregelmäßig faserigen Streifung in diesen. HERXHEIMER (1899a, b) gibt an, daß die Protoplasmafasern in den Wänden des wabigen Protoplasmas verlaufen, aber nicht mit diesem identisch sind. Auch MERK (1900) hat in der ganzen Epidermis Epithelfasern gefunden, konnte aber isolierte, zu entfernter liegenden Zellen ziehende Fibrillen nicht nachweisen, wie er (1904) überhaupt das Vorkommen zellverbindender Fasern wegen der Isolierbarkeit der Zellen durch MÜLLERS Flüssigkeit und ihrem Auseinanderweichen in der Nähe von Brandblasen leugnet. Eine ähnliche Auffassung in dieser Hinsicht hat auch WEIDENREICH (1900) vertreten. Er meint ferner, daß die oberflächlichen Fasern im Stratum granulosum zu einer Membran verschmelzen, und daß die Faserung im Stratum corneum insofern eine Veränderung zeigt, als sie hier bei Behandlung mit saurem Pepsin im Stücke zunächst erhalten bleibt und sich erst bei nochmaliger Verdauung des Schnittes löst. SCHNEIDER (1902) nimmt an, daß die Fasern bündelweise geordnet verlaufen und einen färbbaren Mantel haben, der sich von den Desmochondren (Brückenknötchen) ableiten soll. Nach STUDNIČKA (1902, 1903, 1909) gehören die Epithelfasern vorwiegend, aber nicht ausschließlich, dem Exoplasma an und verlaufen in Bündeln geordnet ununterbrochen durch die Brücken, oft mehrere Zellen verbindend. BRANCA (1907) hat bei Untersuchungen am Eizahn von Huhn und Ente festgestellt, daß die Epidermisfibrillen bei Beginn der Verhornung eine histochemische Veränderung erfahren, indem sie aus basophilen zu oxyphilen umgewandelt werden.

Bei dem Versuche, den Verlauf der Fasern, den bereits KROMAYER (1899) auf Grund der mechanischen Verhältnisse als eine funktionelle Struktur anschaulich erklärt hat, in ein bestimmtes System zu bringen, kam SCHRIDDE (1905) mit seiner die Fasern nur unvollkommen darstellenden Färbung zu dem im wesentlichen auch von ANITSCHKOW (1911) bestätigten Ergebnis, daß die Fasern durch drei bis vier Schichten reichende, aufrechte Ovale bilden, die dann kreisrund und noch höher, im Stratum granulosum, queroval werden; oft sollen sie nur drei aneinander liegende Zellen verbinden und schließlich werden sie zu einem horizontalen Verlauf zusammengepreßt. Auch SCHRIDDE gibt an, daß die Fasern mit dem Auftreten des Keratohyalins ihr mikrochemisches Verhalten ändern und schlechter färbbar werden. HEIDENHAIN (1907) meint, daß die Protoplasmafasern, die er als Tonofibrillen bezeichnet, durch den Zug und Druck,

die das lebende Epithel als Ganzes treffen, auch als ein Ganzes aus dieser Materie heraus differenziert werden. Wegen der beträchtlichen Verschiebungen im Epithel von unten nach oben müssen auch die Fasern flexibel und veränderungsfähig sein. Sie bilden, wie HEIDENHAIN (1911) vor allem am Hufe von Rinderembryonen feststellt, Bündel, die sich ebenso, wie auch die Fasern, unter spitzen Winkeln teilen und untereinander schiefwinkelig anastomosieren. Wie andere Fasern sollen auch diese eine Metastruktur besitzen und teilungsfähige Histomeren sein. Dies gilt auch für die Fibrillen in der menschlichen Epidermis, die durch die Zellbrücken von einer Zelle in die andere ziehen, in diesen aber einen sehr verwirrten Faserfilz bilden, der bestimmte Einzelheiten kaum erkennen läßt. Die Tonofibrillen liegen in der vorherrschenden Zugspannung, die auch den Anlaß zu ihrer Bildung gibt, und verlaufen an der Basis senkrecht, an der Oberfläche parallel zu dieser als eine funktionelle Struktur zum Schutze gegen Abschürfungen. Dagegen behauptet PASSINI (1910), daß es in der normalen Epidermis interzelluläre Verbindungsfäden, die von RANVIER beschriebene Faserung aber nur in hypertrophischer Epidermis gibt, wo sie aus dem schwindenden Retikulum im Protoplasma der Zellen hervorgeht; durch manche Darstellungsmethoden soll aber ein Netzapparat in einen faserigen verwandelt werden. MEURMAN (1912), der die Entwicklung der Epidermisfibrillen in der menschlichen Sohlenhaut sehr eingehend untersucht hat, meint, daß diese ohne Diskontinuität durch die Brücken von Zelle zu Zelle verlaufen. GURWITSCH (1913) betont, daß die Tonofibrillen trotz ihrer Wichtigkeit für die mechanischen Eigenschaften durchaus nicht in allen dicken Epithelien vorhanden sind. ROSENSTADT (1910) unterscheidet nach dem Verlauf longitudinale, transversale und perpendikuläre Fasern. Später behauptet er (1917), daß die Fasern aus vierteiligen Einheiten, den »Tetrasomen«, bestehen und daß das ganze Protoplasma aus Fasergruppen besteht, von denen sich die mittlere mit Methylviolett färbt, während die drei umgebenden stärker lichtbrechend sind. Nach UNNA (1921) bestehen die Fasern entsprechend ihrem Verhalten gegen Farbstoffe aus zwei ganz verschiedenen Eiweißkörpern, einer basischen Grundsubstanz und einem sauren Eiweiß. In der Epidermis der Weichschildkröte Emyda granosa hat W. J. SCHMIDT (1921) gefunden, daß deren Anisotropie der Anordnung der Epithelfasern entspricht. Bereits v. EBNER (1882) hat an Schnitten durch die menschliche Epidermis festgestellt, daß die Zellen an der Basis positiv, an der Oberfläche negativ einachsig doppelbrechend sind, mit der Achse senkrecht

zur Oberfläche. Er führt dies auf den Druck der an den Seiten bzw. darunter liegenden Zellen zurück. Im Flachschnitt fand er um die Schweißdrüsen teilweise negative Kreuze und zwischen den Gruppen von Schweißdrüsengängen Balken in additioneller Färbung parallel zum Hauptschnitt der Gipsplatte. Nach W. J. Schmidt (1924), der im wesentlichen dieselben Angaben macht, sind die Tonofibrillen vielleicht nicht die ausschließlichen, aber doch die wesentlichen Träger dieser Doppelbrechung. Während er aber früher meinte, daß sie in bezug auf ihre Längsachse positiv, einachsig doppelbrechend sind, was auch Petersen (1922) angibt, schließt Schmidt neuerdings aus verschiedenen Beobachtungen auf eine zweiachsige Anisotropie.

Kromayer (1897a) wollte in der Epidermis vom Frosch zwei Gewebe unterscheiden, nämlich das fasertragende, netzartig angeordnete Protoplasma und das in dieses als Parenchym eingelagerte, faserlose. Nun ist Frieboes (1920—24) noch einen Schritt weitergegangen, indem er die Epidermis aus einem epithelialen Protoplasten mit darin eingeschlossenen mesenchymalen Fasern bestehen läßt, die unter Ablehnung einer Spezifität der Keimblätter von eigenen Epithelfasermutterzellen gebildet werden sollen. Diese Fasern bilden um die Kerne Körbe, die untereinander in Verbindung stehen; sie sollen nicht einer mechanischen Funktion dienen, sondern ähnlich, wie dies bereits Favre und Regaud (1910) angenommen haben, ein dochtartig wirkendes System für die Wasserbewegung von der Basis zur Oberfläche darstellen. Gegen diese Auffassungen, die größtenteils schon durch das bei Besprechung der Abgrenzung zwischen Epidermis und Kutis Gesagte widerlegt erscheinen, haben W. J. Schmidt (1922) und alle späteren Autoren Stellung genommen. Hierbei gibt Kreibich (1922) an, daß die Epithelfasern teils zirkulär, teils radiär verlaufen, aber nicht in die Nachbarzellen übertreten, sondern nur aufeinander stoßen, getrennt durch die von ihm angenommene Zellmembran, an der sie in hyalin degenerierenden Zellen mitunter als kleine Knöpfchen enden. Die von unten nach oben zunehmende Dünne der Fasern bringt Kreibich mit der Eindickung des Zellinhaltes in Zusammenhang. Hoepke (1924a, b, 1925) faßt die Epithelfasern, die teils dichte Geflechte um die Kerne bilden, teils gestreckt in den Interzellularräumen verlaufen, nicht in der von anderen Autoren vertretenen Weise als Trajektoriensystem auf, sondern meint, daß neben der inneren Gewebsspannung das wesentliche Moment für die Entstehung der Fasern und ihrer Anordnung zu Faserkörben der auf den Zellen lastende Druck der Gewebsflüssigkeit ist, die sich zwischen sie hin-

durchzwängt. Nach SHAPIRO (1924) sind die Fasern an der Peripherie der Zellen dicker, als um den Kern und verlaufen parallel zur Längsachse der Zellen. Er faßt sie als Stützfasern auf und nennt sie daher Ereidesmen. Im Stratum granulosum sollen die exoplasmatischen Fasern dicht aneinander gepreßt sein, so daß sie eine Membran bilden, während die endoplasmatischen deutlich sichtbar bleiben, wenn man die Keratohyalinkörnchen durch Essigsäure unsichtbar macht.

Über das Verhalten der Epithelfasern während der Mitose finden sich in der Literatur nur wenig Angaben. KROMAYER (1892) sagt, daß die Fasern um die Mitose ein kugelförmiges Geflecht bilden, von dem nach allen Seiten feinste Fäserchen ausgehen, die die Verbindung mit den Nachbarzellen aufrecht erhalten. Dies ist bei langsam entstehenden Hypertrophien, wie Warzen und spitzen Kondylomen, auffallend schön zu sehen, während die zahlreich auftretenden Mitosen bei Psoriasis eine mangelhafte Ausbildung der Faserung zur Folge haben. Dagegen gibt HEIDENHAIN (1911) an, wie dies auch von anderen Seiten behauptet wird, daß die Faserung in den Keimzellen zu Beginn der Mitose eingeschmolzen und danach aus den Resten (Protomeren) neu erzeugt wird. GURWITSCH (1913) sagt nur, daß die Abrundung und Lageveränderung der Zellen bei der Mitose die durch die Interzellularbrücken hergestellte gegenseitige Verbindung der Zellen zu überwinden vermag. Nach SHAPIRO (1924) sollen die Brückenknöpfchen während der Mitose unsichtbar sein. HOEPKE (1925) hat dies auf Grund von Untersuchungen am spitzen Kondylom als unrichtig bezeichnet und nachgewiesen, daß die Fasern bei der Mitose nicht aufgelöst, sondern, wie auch die beigefügten Figuren zeigen, nur an den Rand zusammengedrängt werden, sich aber sonst nicht ändern. Ebenso wird das System der Zellzwischenräume durch die Mitose nirgends gestört und die Brückenknötchen bleiben erhalten. Auch in der normalen Epidermis bleiben die Strukturen während der Mitose, soweit ich dies feststellen konnte, an der Peripherie der Zellen erhalten.

Aus dem physikalischen und chemischen Verhalten der Epithelfasern, das ich (1925) bereits an anderer Stelle behandelt habe, ergeben sich ebenso, wie auch morphologisch, Beziehungen zu anderen, mechanischen Zwecken dienenden Fasern verschiedener Gewebe. Dies läßt darauf schließen, daß auch die Faserung der Epidermis hauptsächlich auf Spannungen beruht, und daß ihre Entwicklung unter ähnlichen Bedingungen erfolgt, wie sie nach v. EBNER (1896, 1906) besonders für das Auftreten der kollagenen Fasern maßgebend sind.

Von den Angaben über die Entstehung der Epithelfasern, die Hoepke (1924a) zusammengestellt hat, entspricht dieser Auffassung am besten die Darstellung Heidenhains (1911). Danach üben die Zellen infolge des herrschenden Gewebsdruckes vermittels der präexistenten Interzellularbrücken in bestimmter Richtung gewisse Zugwirkungen aufeinander aus und im Anschluß daran entsteht aus dem Protoplasma die Faserung, um das Epithel in der vorherrschenden Richtung zu festigen.

Nach dieser Übersicht bestehen über den Verlauf der Epithelfasern in den Zellen und Brücken, ihr Verhalten in den verschiedenen Schichten der menschlichen Epidermis und ihren Zusammenschluß zu einem die ganze Epidermis durchsetzenden Trajektoriensystem noch Unklarheiten. Den besten Einblick in das Verhalten der Fasern erhielt ich durch Vergleich dünner und dicker Schnitte, die parallel zur Oberfläche und senkrecht zu dieser und hierbei wieder parallel und senkrecht zu den Drüsenleisten durch die Haut der Fingerbeere, der Handfläche und der Fußsohle gelegt wurden und in der früher angegebenen Weise mit Molybdänhämatoxylin gefärbt, oder mit schwacher Lösung von Osmiumtetroxyd gebräunt, oder ungefärbt in polarisiertem Licht untersucht wurden. Für einige besondere Zwecke hat sich auch die Färbung nach Gram oder mit Heidenhains Eisenhämatoxylin sehr gut bewährt.

Die Epithelfasern schließen sich im Stratum spinosum unmittelbar an die bereits früher besprochenen, vielfach über das Stratum cylindricum hinausreichenden Spiralfasern an und durchsetzen hier ziemlich dicht und gleichmäßig den ganzen Zelleib, teils fast tangential, teils mehr oder weniger diagonal mit einer Krümmung um den Kern verlaufend und ändern oft beim Eintritt in eine Interzellularbrücke etwas ihre Richtung. Hierdurch entsteht scheinbar ein dichtes Geflecht um den Kern, das aber nicht als Faserkorb im Sinne Frieboes' aufgefaßt werden kann, da es ebenso wenig zirkuläre, wie rein radiäre Fasern gibt. Die Fasern können vorwiegend in einer oder in zwei, aber auch gleichmäßig in allen drei Dimensionen verlaufen und sich oft durch viele Zellen fortsetzen, doch ist aus den früher besprochenen Gründen anzunehmen, daß sie nicht ununterbrochen aus einer Zelle in die andere übergehen, sondern in den Brücken durch die Knötchen miteinander verbunden sind. Die Dicke der Fasern wechselt entsprechend der Stärke des Zuges. Die wechselnde Ausbildung und Richtung der Fasern wird hauptsächlich von der Lage der Zellen zu den Bindegewebspapillen und -furchen und den Schweißdrüsengängen

und von der Nähe zum Stratum granulosum durch die hiermit wechselnden mechanischen Verhältnisse bestimmt. So ist es vor allem die mannigfache Gestaltung des »Rete Malpighi« mit dem Ineinandergreifen von Korium und Epidermis, wonach sich der Verlauf der Tonofibrillen im Stratum spinosum richtet. Diese dienen einerseits dem Zusammenhalt der Zellen untereinander gegenüber dem von der Interzellularflüssigkeit ausgehenden Druck, wie HOEPKE mit Recht betont, andererseits aber auch der Festigung der ganzen Epidermis gegen die sich aus der funktionellen Inanspruchnahme ergebenden äußeren und inneren Zugwirkungen. Daher verlaufen die Fasern zunächst vorwiegend senkrecht zur Epidermis-Kutis-Grenze und bilden innerhalb der Epidermisleisten parallel zu diesen stärkere Balken, besonders aber senkrecht gegen die Oberfläche ziehende Bündel, während sie an der oberen Grenze des Stratum spinosum, die im Gegensatz zu der unteren mit der Oberfläche fast übereinstimmt, also viel weniger uneben ist, einen gleichmäßigeren Verlauf, vorwiegend parallel zur Oberfläche zeigen. An dünnen Schnitten kann man mit starker Vergrößerung die feine, alle Zellen untereinander verbindende Faserung auch im Polarisationsbild erkennen, doch treten hier infolge der vielfachen Überkreuzungen immer nur die vorwiegenden Verlaufsrichtungen hervor, wie auch in der Abb. 10, Tafel 4 zu sehen ist, und daher eignet sich diese Methode hauptsächlich, um die Eingliederung dieser Faserung in ein die ganze Epidermis durchsetzendes Trajektoriensystem zu untersuchen, was später behandelt wird.

Im Stratum granulosum beginnt ein Umbau der Faserung, an der sich im Stratum corneum wesentliche Veränderungen zeigen. Zunächst zerfallen die dicken Fasern und werden in der später zu beschreibenden, und in Fig. 12 wiedergegebenen Weise zu Keratohyalinkörnern, zwischen denen Bruchstücke von Fasern eine netzartige Verbindung herstellen können, während am Rande der Zellen noch spärliche dünne Fasern vorwiegend parallel zur Hautoberfläche verlaufen. Im Stratum lucidum aber ist in den geschrumpften, abgeplatteten, von dem verflüssigten Keratohyalin durchtränkten Zellen eine Faserung meist überhaupt nicht zu sehen. Mitunter aber konnte ich hier mit Molybdänhämatoxylin ein engmaschiges Netzwerk und in einzelnen Präparaten auch eine sehr dichte, feine Faserung mehr oder weniger parallel zur Oberfläche darstellen, wie sie von H. RABL (1897a) beschrieben und abgebildet wurde. Dagegen erweist sich das Stratum lucidum stets als besonders stark positiv doppelbrechend mit der optischen Achse parallel zur Oberfläche, wie auch in Abb. 10 zu sehen

ist. Dies würde einer gleichgerichteten Faserung entsprechen, wie sie ja auch in einzelnen Präparaten zu sehen war. Außerdem dürfte aber wenigstens in dieser Schicht die Anisotropie, wie es v. Ebner für die ganze Epidermis angenommen und auch W. J. Schmidt teilweise gelten gelassen hat, auf einem Druck beruhen, der die von Elaidin (Eleidin s. S. 429) durchtränkten, abgeplatteten Zellen senkrecht zur Oberfläche trifft. An einzelnen Stellen im Bereiche der Drüsenleisten scheint sich aber auch eine gegen die Oberfläche aufsteigende Faserung durch diese Schicht fortzusetzen. Nach Behandlung frischer Stücke von Sohlenhaut mit 10%iger Kochsalzlösung und anschließender Fixierung in Formol zeigen mit Molybdänhämatoxylin gefärbte Schnitte im Stratum granulosum, dessen Körner fast vollständig gelöst sind, eine Faserung, die im Stratum lucidum noch besser hervortritt und der des Stratum corneum ähnlich erscheint. Mit 5%iger Salpetersäure dagegen quillt das Stratum lucidum, wobei sich in den Zellen eine Faserung zeigt, die mit Molybdänhämatoxylin einen rötlichen Ton annimmt und vorwiegend senkrecht zur Oberfläche gerichtet, also der des Stratum corneum besonders ähnlich ist. Aus diesen Versuchen, die manche Analogien mit den Vorgängen beim natürlichen Übergang vom Stratum lucidum zum Stratum corneum zeigen, geht aber auch hervor, daß bei dem wechselnden Aussehen des Stratum lucidum der Einfluß der Fixierungsmittel berücksichtigt werden muß. Das häufige Vorkommen von Spalten zwischen den Zellen dieser Schicht in Gefrierschnitten, wie auch Blasenbildungen in der lebenden Haut sprechen, wie bereits früher festgestellt wurde, dafür, daß die meist noch durch Fasern in den Brücken verstärkte Verbindung der Zellen untereinander in dieser Zone eine viel weniger feste ist, was bereits Renaut (1897) angenommen hat. Alle diese Beobachtungen lassen es mir in dieser vielleicht schwierigsten Frage betreffs des Baues der Epidermis am wahrscheinlichsten erscheinen, daß das Elaidin als verflüssigtes Keratohyalin aus den Fasern des Stratum spinosum stammt und in Verbindung mit anderen Stoffen des Zellinhaltes wieder in eine etwas andere Faserung verwandelt wird, die erst beim Übergang in das Stratum corneum in endgültiger Ausbildung deutlich hervortritt. Mit dieser Auffassung steht auch in Einklang, daß nicht nur das Stratum lucidum, sondern auch das Stratum corneum, insbesondere hinsichtlich seiner Faserung, eine sehr wechselnde Ausbildung zeigt.

Im Stratum corneum sind die Fasern besonders dort gut ausgebildet, wo die Hornschicht eine größere Dicke erreicht, am besten

daher in der Sohlenhaut. Für ihre Untersuchung ist aber Voraussetzung, daß keine Vertrocknung und Abplattung der Zellen eingetreten ist. Außer frisch in Zenkers Flüssigkeit fixierter Epidermis von Finger-, Hand- und Fußfläche, war für diesen Zweck die Sohlenhaut eines frisch nach der Amputation mit Formol durchspülten Fußes besonders geeignet. Die Zellen des Stratum corneum weisen hier überall eine ungemein dichte, sehr feine Faserung auf, die sich im Gegensatz zu den dickeren Fasern des Stratum spinosum mit Helds Molybdänhämatoxylin vielfach, wenn auch nicht durchwegs in einem mehr rötlichen Ton färbt. Besonders schön lassen sich diese Fasermassen aber in den mit Osmiumtetroxyd gebräunten und ohne weitere Färbung in Damarlack eingeschlossenen, dickeren Gefrierschnitten verfolgen. So kommt in der Fig. 9 die verschiedene Verlaufsrichtung der Fasern deutlich zum Ausdruck, wenn auch die einzelnen Fasern bei dieser Dicke des Schnittes im Photogramm nicht mit gleicher Schärfe hervortreten. Ihre Feinheit ist in Fig. 8 nach einem Photogramm von einem mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitt bei starker Differenzierung besser zu sehen.



Fig. 9.
Sohlenhaut vom erwachsenen Mann, nach Amputation mit Formol durchspült. Gefrierquerschnitt entlang einer Drüsenleiste, mit Osmiumtetroxyd gebräunt. Stratum corneum mit dichter Faserung in längs- und quergetroffenen Zügen, Brückenknötchen die einzige sichtbare Zellabgrenzung bildend. Photographie. Vergr. 525fach.

Die Fasern ziehen im Stratum corneum mehr oder weniger diagonal, vorwiegend in einer Richtung durch die Zellen zu den deutlich sichtbaren Brückenknötchen, um sich meist in gleicher Richtung in die Nachbarzellen fortzusetzen. Die Stelle des Kernes tritt als ungefärbte, scheinbare Lücke in dem dichten Faserwerk deutlich hervor. Ein Vergleich der Fig. 7 mit der vom gleichen Stück stammenden Fig. 8 und auch mit der Fig. 9, in der die ähnlich gebaute Hornschicht der Sohlenhaut wiedergegeben ist, zeigt, daß die Epithelfasern sich nicht einfach in gleicher Ausbildung durch die ganze Epidermis fortsetzen, sondern im Stratum corneum gegenüber den tieferen Schichten wesentliche Unterschiede aufweisen. Am auffälligsten tritt dies mit der plötzlichen Volumenzunahme der Zellen beim Übergang zur Hornschicht hervor, wobei vielfach auch eine Änderung der zur Oberfläche parallelen in eine senkrechte Verlaufsrichtung auffällt.

Gegenüber den Stachelzellen aber weisen die Hornzellen, wie auch aus den beiden Fig. 8 und 9 hervorgeht, vorwiegend eine gleichmäßigere, in einer Richtung ziehende Faserung auf, was wohl nur durch einen vorausgegangenen Umbau erklärt werden kann. Außerdem sind die Fasern im Stratum corneum feiner, dichter gelagert und oft etwas anders gefärbt, was sich vor allem in einer größeren Affinität zu sauren Farbstoffen ausdrückt. Dazu kommt noch das verschiedene Verhalten der Fasern gegenüber den Verdauungsfermenten. Umgekehrt, wie dies Weidenreich (1900) für saures Pepsin festgestellt hat, weisen die Fasern im Stratum corneum gegenüber einer alkalischen Trypsinlösung eine geringere Widerstandskraft auf, als im Stratum germinativum. In gut ausgewaschenen Gefrierschnitten nach Formolfixierung werden die Fasern im Stratum corneum vollkommen aufgelöst, so daß die Anisotropie dann gänzlich geschwunden ist und bei nachträglicher Färbung mit Molybdänhämatoxylin nur mehr die leeren Hornmembranen zu sehen sind, wie dies Fig. 3 von der gleichen Hautstelle zeigt, deren Hornschicht unverdaut in der Fig. 9 wiedergegeben ist. Im Stratum germinativum kommt es dagegen nur zum Auseinanderfallen der Zellen, ohne daß die Fasern gelöst werden, wie dies an einzelnen am Korium haften gebliebenen Zellen in der vom gleichen Schnitt stammenden Fig. 1 zu sehen ist.

Während die Fasern im Stratum germinativum mit seinen Saftlücken noch vorwiegend dem inneren Zusammenhalt der Zellen gegenüber dem Druck der Interzellularflüssigkeit dienen, wird ihr Verlauf im Stratum corneum in viel höherem Grad durch den Aufbau und besonders durch die Oberflächengestaltung der ganzen Epidermis bestimmt, so daß sie ein nach deutlich erkennbaren mechanischen Gesichtspunkten zusammengesetztes Trajektoriensystem bilden, das sich aber teilweise bis in das Stratum germinativum verfolgen läßt. Seine vollkommenste Ausbildung erfährt es in der gerieften Epidermis der Fußsohle. An gefärbten Schnitten ist es nur unvollkommen zu erkennen, sehr anschaulich aber tritt es im polarisierten Licht hervor. Ich habe daher vor allem dicke Gefrierschnitte von der menschlichen Sohlenhaut, die in allen drei Richtungen zu den Oberflächenleisten orientiert waren, zwischen gekreuzten Nikols über einem Gipsplättchen Rot, I. Ordnung untersucht und die Bilder miteinander kombiniert.

An Querschnitten senkrecht zu den Drüsenleisten sieht man bei Orientierung der Hautoberfläche senkrecht zur Additionsrichtung, wie es die Abb. 10 auf Tafel 4 wiedergibt, im Stratum germinativum in blauer

Farbe eine Faserung senkrecht zur Oberfläche, hauptsächlich innerhalb der in die Kutisfurchen und zwischen die Papillen eingesenkten Epidermisleisten des Rete Malpighi. Unterhalb des Stratum lucidum geht diese in eine Richtung parallel zur Oberfläche über und erscheint daher gelb, wie auch das ganze Stratum lucidum mit den durch seinen welligen Verlauf bedingten Unterbrechungen. Über diesem findet sich wieder eine blau erscheinende Faserung zwischen den Drüsenleisten; sie steigt gegen die Oberflächenfurchen auf und geht dabei nach beiden Seiten und besonders nahe der Oberfläche in eine zu dieser parallele, daher gelb erscheinende Faserung innerhalb der Drüsenleisten über. Besonders stark sind solche gelbe Faserzüge aber im Bereiche der Schweißdrüsengängen, senkrecht zu deren Verlaufsrichtung ausgebildet. Noch auffallender kommt das ganze Fasersystem an Flachschnitten durch die verschiedenen Schichten der Epidermis zur Geltung. Ein solcher Schnitt durch das Stratum corneum zeigt bei Orientierung der Drüsenleisten parallel zur Additionsrichtung, wie in Abb. 11, Tafel 4 zu sehen ist, zwischen den Leisten blaue Balken, also eine Faserung parallel zu den Furchen und zwischen diesen innerhalb der Drüsenleisten eine schwächere, senkrecht zu jener verlaufende, daher gelb erscheinende Faserung, die den Bögen im Querschnitt durch die Epidermis entspricht. Außerdem findet sich um jeden Schweißdrüsengang ein Faserring, der als negatives Kreuz hervortritt. An Flachschnitten durch das Stratum germinativum sieht man ein viel weniger stark ausgebildetes Netz von blauen und gelben Balken innerhalb der Epidermisleisten des Rete und überall angedeutet in wechselnder Farbe eine Faserung senkrecht zur Grenze der Epidermis gegen die Kutis, den Spiralfasern entsprechend. Die Ergänzung zu diesen Befunden ergibt sich noch aus Querschnitten durch die Epidermis parallel zu den Drüsenleisten. Diese zeigen, mit der Hautoberfläche senkrecht zur Additionsrichtung orientiert, zwischen den Drüsenleisten eine gelbe Faserung, woraus hervorgeht, daß die hier im Flachschnitt als blaue Balken so auffällig hervortretende Faserung parallel zu den Furchen gegenüber der senkrecht aufsteigenden in dem zuerst beschriebenen, darauf senkrechten Querschnitt weitaus überwiegt. Dagegen findet sich in den Drüsenleisten eine blaue Faserung in Bündeln von den basalen Epidermisleisten des Rete Malpighi durch das Stratum lucidum hindurch gegen die Oberfläche aufsteigend, die nur im Bereich der Schweißdrüsengänge fehlt. Zum Vergleich mit diesen Befunden an geriefter Epidermis, die ich mit geringen Unterschieden auch an der Handfläche und der Fingerbeere feststellen

konnte, wurden auch Flachschnitte durch das Stratum corneum aus der Mitte der Sohlenhaut untersucht, wo an der Oberfläche keine Leisten zu sehen waren. Dementsprechend fanden sich hier auch keine parallelen Balken, sondern blaue und gelbe Faserzüge erscheinen senkrecht nach Art eines Netzes durcheinander gewebt, während in den Lücken dazwischen Schweißdrüsengänge mit ihrem Faserring als negative Kreuze zu sehen sind, wie dies schon v. Ebner beschrieben hat.

Nach diesen Feststellungen kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß die Epidermis ein Trajektoriensystem enthält, das aus Epithelfasern zusammengesetzt ist. Diese zeigen dort, wo sich an der Oberfläche Leisten finden, eine besonders regelmäßige Anordnung entsprechend den Spannungen, die den Zusammenhalt der ganzen Schicht und die Ausbildung und Erhaltung des Oberflächenreliefes bedingen. Da im Polarisationsbild von zwei sich in der Fläche rechtwinkelig kreuzenden Faserzügen nur der stärkere zur Geltung kommt, ergibt sich durch Kombination aus den drei Schnittrichtungen das Verhältnis der verschiedenen Faserzüge zueinander. In der ganzen Epidermis zieht eine ziemlich gleichmäßige, nur in den Falten und zwischen den Schweißdrüsengängen kräftiger ausgebildete Faserung senkrecht von der Basis zur Oberfläche. Diese geht teilweise durch Umbiegen in eine, die oberen Schichten der Epidermis in der Fläche senkrecht zu den Drüsenleisten annähernd gleichmäßig durchdringende Faserung über, die bis in die Leisten des Stratum spinosum reicht und im Stratum lucidum wahrscheinlich zugleich mit einer Druckwirkung besonders zur Geltung kommt. Senkrecht zu dieser Richtung finden sich besonders starke Faserzüge parallel zu den Oberflächenfurchen in den Epidermisfalten bis in das Stratum spinosum hinab. Diese stehen offenbar zu der Furchenbildung in besonderer Beziehung, da sie sich in der nicht gerieften Epidermis nur in schwächerer Ausbildung neben gleichartigen, senkrecht kreuzenden Faserzügen finden. Die Schweißdrüsengänge werden unmittelbar von einer Röhre aus zirkulären Faserzügen umgeben.

IX. Die Zellvermehrung und das Verhalten der Kerne.

Für die Beurteilung der mit der Verhornung verbundenen Vorgänge, die schließlich zum Tode und zur Abstoßung der Zellen führen, ist es wichtig, neben den hiermit verbundenen Veränderungen am Kern vor allem festzustellen, wo und wie die Vermehrung der Kerne und damit auch die der Zellen für den notwendigen reichlichen Ersatz erfolgt. Ranvier (1879b) hat angegeben, daß im Stratum granu-

losum keine Vermehrung der Zellen mehr stattfindet und von Unna (1876) wurde diese ganz in die basale Schichte verlegt. Reste der Kerne fand Unna (1876) noch in den obersten Lagen der Hornschicht. Nach Zander (1888) ist die Bildungsstätte neuer Zellen dort, wo die günstigsten Ernährungsbedingungen sind, nämlich in den untersten Lagen der Epidermis, die hier besonders ausgedehnt ist. Die Menge der Mitosen soll aber sehr variabel sein und periodenweise wechseln. Zu dem gleichen Ergebnis kommt Hansemann (1891); auf 10—15 Mitosen in der untersten Reihe fällt eine in der zweiten, während er in der dritten Reihe überhaupt nur ein einziges Mal eine Mitose gefunden hat. Aus pathologischen Gründen kann es zu einer Verminderung, viel häufiger aber zu einer Vermehrung der Mitosen kommen, die dann auch in den höheren Schichten vorkommen, wie Hansemann überhaupt meint, daß die Mitosen durch den schädigenden Einfluß der Außenwelt hervorgerufen werden. Nach Kromayer (1892) liegen die Mitosen meist in den Zylinderzellen. Garten (1895) hat nach 66stündiger Behandlung seiner Haut mit einem Apparat, der jede Minute einen Druck ausübte, an der betreffenden Stelle angeblich infolge besserer Ernährung durch abwechselnde Auspressung der Interzellularflüssigkeit zahlreiche Mitosen meist in den Lagen unmittelbar über der Keimschicht festgestellt. Nach Renaut (1897) vermehren sich die Zellen nur in der Basalschicht, so daß es bei einer tiefen Blase zu einer Verdoppelung der Epidermis kommen kann, wie dies auch H. Rabl (1897b) beobachtet hat, der die Kerne im abgehobenen Stratum Malpighi zugrunde gegangen, die Fasern aber schön ausgebildet fand. Durch Knospung sollen nach Renaut aus einer basalen Zelle allmählich beim Emporrücken isogene Zellgruppen entstehen, in denen er bei Kindern auch oft zweikernige Zellen fand. H. Rabl (1901) sagt, daß sich in den basalen Zellen ab und zu Mitosen finden, seltener in der darüber befindlichen Lage, »während in den übrigen Lagen des Stratum germinativum dieselben unter normalen Verhältnissen kaum jemals gefunden werden dürften«. Möglicherweise treten sie auch beim Menschen schubweise auf, wie dies Flemming bei der Katze beschrieben hat. In den nicht ganz platten Hornzellen findet Rabl nach Fixierung in Müllers Flüssigkeit in der Kernhöhle eine homogene, unfärbbare kleine Kugel als Kernrest. Prenant (1911) nimmt auch in den höheren polyedrischen Zellen eine Vermehrung an; Schaffer (1922) gibt an, daß die Kerne in den unteren Schichten der Epidermis der Mitose fähig sind. Nach v. Möllendorff (1922) findet in der Tiefe, meist in der untersten

Lage der Keimschicht, eine fortwährende Neubildung zelliger Elemente durch indirekte Kernteilung statt.

Dagegen betont Kyrle (1925) ausdrücklich, daß man unter physiologischen Verhältnissen nur im Stratum basilare, das er entgegen dem allgemeinen Brauch allein als Stratum germinativum bezeichnet, in keiner anderen Schicht, auf Mitosen stößt, daß die Neubildungsvorgänge sich also nur hier abspielen. Zellteilung an anderer Stelle würde zu Störungen im normalen Entwicklungsverlauf der Zellen führen. Wenn die Zelle ihren Platz in der Basalschicht aufgibt, vollzieht sich eine tiefgreifende Änderung in ihrer biologischen Wertigkeit und es beginnt die absteigende Kurve, die mit der Umwandlung zum Hornschüppchen endet. Behalten die Zellen dagegen im Stratum spinosum ihre früheren Eigenschaften, vor allem die Teilungsfähigkeit, dann kommt es zur Akanthose. Infolge Störungen im Chemismus des Plasmas im Rete Malpighi bleiben bei der Parakeratose auch die Kerne in den Hornzellen erhalten. Auch in anderen geschichteten Pflasterepithelien wird die Zellvermehrung von vielen Autoren ausschließlich in die basale Schicht verlegt, doch habe ich (1923) bei Untersuchung der Epiglottis bereits hervorgehoben, daß sich hier sehr oft auch unter normalen Verhältnissen in den über der basalen liegenden Schichten Mitosen finden. Jüngst hat aber Thuringer (1924) durch Zählung in der menschlichen Epidermis festgestellt, daß auf das Stratum cylindricum 12%, im Stratum spinosum dagegen auf das untere Drittel 30%, auf das mittlere 46% und auf das äußere 12% aller Mitosen kommen. Er schließt daraus, daß nicht die tiefen Lagen, sondern die mittlere und oberflächliche unter dem Stratum granulosum die Hauptvermehrungsstätten der Zellen sind.

Demgegenüber konnte ich in einer Sohlenhaut, deren Epidermis ohne irgendwelche pathologische Merkmale reichlich Mitosen aufwies, nur feststellen, daß sich solche vorwiegend in den basalen, vereinzelt aber auch in der zweiten Lage finden, doch habe ich im ganzen viel zu selten Mitosen beobachtet, um zu den Angaben Thuringers Stellung nehmen zu können. Diese weichen zwar von der bisher geltenden Ansicht über die Zellvermehrung in der normalen Epidermis sehr stark ab, decken sich aber in einer Hinsicht mit dem Ergebnis, zu dem meine Beobachtungen führen. Im Vergleich zu der zweifellos reichlichen Abstoßung von Zellen an der Oberfläche scheinen mir in der Epidermis viel zu wenig Mitosen vorzukommen. Ich habe unter annähernd 400 Schnitten von verschiedensten, darunter vorwiegend ganz frisch nach der Operation oder Hinrichtung fixierten Hautstücken

nur in einer Sohlenhaut Mitosen gefunden, gerade in dieser aber reichlich, trotzdem sie von einer Leiche stammte und erst 12 Stunden nach dem Tode fixiert wurde. Der rasche Ablauf der Karyokinese, deren Dauer von PETER (1924b) bei Amphibien auf $3^1/_2$ und bei Warmblütern immerhin noch auf $^1/_2$ Stunde berechnet wird, kann jedenfalls kein Grund für die mindestens nicht sehr häufige Beobachtung von Mitosen in der normalen menschlichen Epidermis sein. Im Gegensatz zu dieser werden ja auch in den Darmkrypten meist reichlich Mitosen gefunden, ohne daß die Bedingungen für ihre Erhaltung hier gerade so viel günstiger wären.

Es ist eine verbreitete Ansicht, daß »wenigstens bei den höheren Wirbeltieren die Mitose den gesetzmäßigen Vorgang der Zellvermehrung darstellt«, mit welchen Worten dies auch MÜNZER (1925) jüngst vertreten hat. Bei Untersuchung der menschlichen Epiglottis an 62 Organen von allen Entwicklungs- und Altersstufen fiel mir (1923) aber bereits auf, wie selten Mitosen in den meisten und ganz besonders in bestimmten Geweben selbst dann vorkommen, wenn die Entwicklung gerade eine reichliche Zellvermehrung erfordert. So fand ich im normalen mehrreihigen Flimmerepithel des Kehldeckels auch beim Embryo überhaupt niemals eine Mitose, selbst wenn es sich um lebensfrisch fixierte Organe handelte und im benachbarten geschichteten Pflasterepithel des gleichen Schnittes Mitosen vorkamen. Dies führte mich zu dem Schluß, daß die amitotische Kernteilung bei der Vermehrung der Zellen in manchen Geweben eine größere Rolle spielt, als meist angenommen wird. Die weitere Verfolgung dieser Annahme hat mich hierin bestärkt, und von mehreren Autoren, wie BENNIGHOFF (1922), MÜNZER (1923, 1925) und PETER (1924a) wurde ja auch schon versucht, die Bedingungen für das Zustandekommen der beiden Kernteilungsformen festzustellen.

Nach den Beobachtungen an der menschlichen Epidermis scheint es mir nun wahrscheinlich, daß auch in dieser die Zellvermehrung zu einem vielleicht recht beträchtlichen Teil auf amitotischem Wege erfolgt. Dies mit Sicherheit festzustellen ist aber besonders schwierig, da die direkte Kernzerschnürung noch viel rascher als die Karyokinese vor sich gehen dürfte, und auch die Lagerung oft keine günstige ist, so daß das charakteristische Stadium zweier durch eine dünne Brücke zusammenhängender Kerne selten angetroffen wird, und noch schwerer kann man sich von einer zwischen zwei nahe nebeneinander liegenden Kernen stattfindenden Zellteilung überzeugen. Immerhin habe ich, abgesehen von den unregelmäßigen Einschnürungen und Ausstülpungen,

die die Kerne im Stratum granulosum vielfach zeigen, gerade an der oberen Grenze des Stratum spinosum auffallend oft in der Mitte eingeschnürte, ferner dicht nebeneinander liegende und scheinbar auseinander rückende Kerne gesehen, wobei auch der eigentümliche Verlauf der Fasern den Eindruck erwecken kann, als würde eine Zellteilung vor sich gehen, wie in Fig. 12 rechts unten zu sehen ist. Dies scheint mir im Verein mit den früheren Feststellungen dafür zu sprechen, daß im Grenzgebiet des Stratum spinosum und granulosum eine für den Zellersatz in der Epidermis vielleicht nicht unbedeutende amitotische Zellvermehrung stattfindet, wie es unter pathologischen Verhältnissen hier auch zur Riesenzellenbildung kommen kann. Da in den höheren Schichten der Epidermis zweifellos eine Verschlechterung der Ernährungsbedingungen eintritt, kann in diesem Zusammenhang noch auf eine Annahme hingewiesen werden, die hierin eine Ursache für den Ersatz der mitotischen durch die amitotische Kern- und Zellteilung und schließlich auch für die Riesenzellbildung erblickt und durch Beobachtungen an Gewebskulturen gestützt wird. Daß aber die Zellvermehrung an der oberen Grenze des Stratum spinosum, die zur Oberfläche nahezu parallel verläuft, viel einfacher, weil ohne so starke Verschiebungen, wie in den tieferen Schichten erfolgen kann, sei nur nebenbei bemerkt, da erst weitere Untersuchungen über die Richtigkeit dieser Annahme Aufschluß bringen können.

Nach der von Münzer (1925) vertretenen Auffassung wäre auf eine Verschlechterung der Bedingungen auch die zu einer Vergrößerung der Oberfläche führende unregelmäßige Gestaltung der Kerne im Stratum granulosum zurückzuführen, die hier häufig Einschnürungen und Ausstülpungen zeigen. Bei Behandlung frischer Sohlenhaut mit 10%iger Kochsalzlösung oder 5%iger Salpetersäure können im Kern tropfenförmige Gebilde auftreten, die sich nach Fixierung in Formol wie Keratohyalin färben und mitunter aus dem Kern auszutreten scheinen, wodurch eine Beziehung desselben zur Keratohyalinbildung vorgetäuscht werden kann, wie später besprochen wird. Durch 10%ige Essigsäure werden die Kerne in den stark quellenden Zellen des Stratum granulosum zur Schrumpfung gebracht, was sonst erst im Stratum lucidum eintritt. Hier verlieren die Kerne auch meist sofort ihre Affinität zu Kernfarbstoffen, womit auch die von Feulgen und Rossenbeck angegebene Nuklealfärbung negativ wird. Beim Übergang in das Stratum corneum nimmt der Kernrest mit der Volumzunahme der Zellen wieder eine runde Gestalt an und bleibt

so zwischen dem dichten Faserwerk sichtbar, ohne seine Färbbarkeit wieder zu erlangen oder im Gefrierschnitt von frischer Sohlenhaut mit 10%iger Essigsäure deutlicher hervorzutreten. Es gehen also beträchtliche Veränderungen am Chromatin vor sich, die mit der Durchtränkung der Zelle mit Elaidin zusammenfallen. Daß aber nicht an Stelle des Kernes eine leere Höhle zurückbleibt, beweist auch das Fehlen des Thionin-Pikrinsäure-Niederschlages an dieser Stelle der Hornzellen, wie auch aus Fig. 6 hervorgeht. Bei Behandlung von Gefrierschnitten mit polychromem Methylenblau und rotem Blutlaugensalz nach den Angaben von RAUSCH (1897) fand ich die Niederschläge im Stratum corneum öfters in auffallender Weise um den Kern angesammelt, diesen selbst aber mitunter diffus gefärbt. MERK (1900b) hat angegeben, daß er besonders nach Betupfen der Haut mit Krotonöl auch am amputierten Finger die Kerne der Hornzellen gut färben konnte. Trotzdem scheint es mir gegenüber anderen Auffassungen, wie sie zuletzt FRIEBOES (1920—24) vertreten hat, unanzweifelbar, daß die Hornzellen die charakteristischen Merkmale der lebenden Zelle bereits verloren haben, wenn es sich auch, wie besonders im Haar, um einen allmählichen Übergang vom Leben zum Tod handelt.

X. Keratohyalin und Elaidin.

Mit dem Verschwinden der Interzellularlücken ändern sich an der oberen Grenze des Stratum spinosum die Ernährungsbedingungen, aber auch die mechanischen Verhältnisse. Dies führt, wie bereits besprochen wurde, zu einem Umbau in der Faserung, und Hand in Hand damit treten in der von UNNA (1876) als Stratum granulosum bezeichneten Schicht die bekannten Körnchen auf. RANVIER (1879b) meinte, daß sie aus einer öligen Substanz bestehen, der er den Namen »Eleidin« gab. Dieses bildet nach oben größere Tropfen, um dann in diffuser Form das Stratum lucidum zu infiltrieren, aus dem es an Schnitten als Tropfen heraustreten kann. Dagegen fand WALDEYER (1882), daß das »Eleidin« nicht flüssig, sondern eine mehr feste Masse ist, da es bei Druck nicht verfließt und in Alkalien wie ein fester Körper quillt. Beim Erwärmen in Kali- und Natronlauge lösen sich die Körner, jedoch nicht so leicht wie Nuklein. In starken Säuren quellen sie, ohne sich in Salpetersäure gelb zu färben. Eine 1%ige Lösung von kohlensaurem Natron läßt die größeren Schollen etwas quellen, die überhaupt weniger widerstandsfähig sind, als die kleineren; Pepsin löst die Körner, Jod färbt sie nicht wie Glykogen. WALDEYER betrachtet das »Eleidin« als ein Degenerationsprodukt, das

den als Hyalin bezeichneten Substanzen am nächsten steht; aus seiner Verbindung mit protoplasmatischen Teilen soll Hornsubstanz entstehen, weshalb er dafür die Bezeichnung Keratohyalin oder Keratoplastin vorschlägt. Während WALDEYER angibt, daß »Eleidin« in Form feiner Körner auch in der Nagelmatrix vorhanden sei, sagt RENAUT (1887), daß es bei der Bildung von Nagel und Huf fehlt, also keine keratogene Substanz sein kann, sondern dort auftritt, wo die Bildung der Interzellularbrücken oder Fasern im Begriff ist, halt zu machen. Dagegen hält ZANDER (1888) das Keratohyalin und das durch Verschmelzung der Körner daraus entstehende Elaidin, wie ich aus sprachlichen Gründen weiterhin wieder für die Substanz des Stratum lucidum schreibe (s. S. 429), für Keratin. MERTSCHING (1889) meint, daß das Keratohyalin ausschließlich ein Degenerationsprodukt des Kernes ist, der in viele Körner von annähernd gleicher Größe zerfällt, oder allmählich vereinzelte solche abgibt, wie Lücken in der Membran des Kernes beweisen sollen, der selbst verkleinert in der Höhle liegen bleibt. Nach POSNER (1889) stellt das Keratohyalin ein Gerinnungsprodukt dar, das beim Austreten des Kernsaftes im Protoplasma entsteht.

BLASCHKO (1889) hält die Körner für eine fest-weiche, eiweißähnliche Substanz, die eine Vorstufe des Keratins darstellt, weshalb er sie Prokeratin I nennt, zum Unterschied von dem Prokeratin II im Stratum lucidum. Die Körner sollen innerhalb der Fibrillen ausgeschieden werden und im Stratum lucidum und corneum, nachdem sie konfluiert sind, wieder als intrazelluläre Fibrillen auftreten, die sich bei allen Horngebilden durch alle Stadien des Verhornungsprozesses erstrecken. Auch KROMAYER (1890b, 1892) läßt das Keratohyalin aus den Epithelfasern hervorgehen, die nach Änderung ihrer Verlaufsrichtung in Bruchstücke zerfallen, unregelmäßige Körnchen und Klümpchen bilden und schließlich das ganze Protoplasma ausfüllen. Später sagt KROMAYER (1897b), daß das Material der Fasern mit zur Bildung der an ihrer Stelle reihenförmig angeordnet auftretenden Körner beiträgt, da er in voll ausgebildeten Körnerzellen nie Fasern fand, die auch zuvor nur mehr spärlich sind; doch meint KROMAYER, gegenteiligen Ansichten Rechnung tragend, daß an der Entstehung der Körner auch Teile des übrigen Protoplasmas und möglicherweise auch Kernsubstanzen beteiligt sind. Das Keratohyalin, das in verschiedenen Modifikationen auftritt, ist nach KROMAYER (1899) der Ausdruck einer Nekrobiose der Zellen, die durch zunehmende Dicke der Zellmembran verursacht wird, doch ist seine Bildung ein

vom Verhornungsprozeß unabhängiger Vorgang, in dem es nicht direkt zu Keratin wird. Auch Renaut (1897) gibt an, daß er bei Färbung mit Pikrokarmin verfolgen kann, wie das »Eleidin« (im Sinne Ranviers) durch die Auflösung von Fasern entsteht, glaubt aber nicht, daß es eine keratogene Substanz ist. Schridde (1905) hat die Ansicht vertreten, daß das Keratohyalin, das sich oft deutlich in rhombischen, kristallähnlichen Formen in der Nähe des Kernes abscheidet, aus Protoplasma und Fasern entsteht, und ebenso meint Passini (1910), daß die Bildung des Keratohyalins mit dem Verschwinden der Fasern zusammenzuhängen scheint, da er mit seiner Färbung sieht, wie sich Fasern beim Übergang vom Stratum spinosum in das Stratum granulosum allmählich verkürzen, bis sie schließlich nur eine Reihe von Punkten bilden.

Nach Behn (1892) ist die Substanz im Stratum lucidum nicht mit Keratohyalin identisch, sondern stellt ein sich diffus färbendes Gemisch aus diesem und Zellprotoplasma dar. Ernst (1892) hält den Namen Keratohyalin für unberechtigt, da es weder zum Keratin noch zum Hyalin gehört, sondern dadurch entsteht, daß der Kern, kurz bevor das Zellprotoplasma verhornt, in Chromatinkörnchen zersplittert, weshalb er es auch so bezeichnen möchte. Daß die Körner in so großer Menge auftreten und der Kern oft zwischen ihnen noch erhalten bleibt, spricht nicht dagegen, weil der Kern trotz seines Unterganges sein Chromatin zu ergänzen vermag, so daß sich auch die Körnchen vermehren können. Im Gegensatz zu diesen kann dem Elaidin die Fettnatur nicht abgesprochen werden, das nach seiner Ansicht vom Keratohyalin morphologisch, chemisch und topographisch verschieden ist. Dies hat schon Buzzi (1889, 1896) behauptet, der es aber offen läßt, ob das »Eleidin«, das er für ein Glyzerinfett erklärt, vielleicht doch vom Keratohyalin stammt, obwohl es sich um die Schweißdrüsengänge durch die ganze Hornschicht ohne Keratohyalin findet. Dreysel und Oppler (1895) sagen, daß das Elaidin eine zähflüssige Substanz ist, deren Menge nicht immer der des Keratohyalins proportional, sondern von der Dicke der Hornschicht abhängig ist. Bei Hyperkeratosen sind beide vermehrt, bei Parakeratosen aber verschwindet das Elaidin vollständiger und früher als das Keratohyalin. Unna (1882, 1895) hält die Bezeichnung Keratohyalin für berechtigt, da es sich im Verhalten gegen Reagenzien, in Glanz, Färbbarkeit und Konsistenz den hyalinen Substanzen nähert und meist als Begleiterscheinung des Verhornungsprozesses auftritt, aber ohne spezielle Bedeutung für diesen. Bei entsprechender Fär-

bung zeigt es jedoch Unterschiede gegenüber dem Hyalin. Unna hebt besonders hervor, daß Gentianaviolett nur mit Anilin und Jod das Keratohyalin, zugleich aber auch die Fasern färbt, doch meint er nicht, daß die Körner Zerfallprodukte der Fasern sind, die sich zwar öfter in jene fortzusetzen scheinen, aber persistieren und in den Hornzellen wieder deutlicher hervortreten. Er glaubt, nach den färberischen Beziehungen zum Kern, daß aus diesem eine Substanz austritt, die sich mit dem Granoplasma zu Keratohyalin verbindet, während gerade das Chromatin in den gleichzeitig schrumpfenden Kernen erhalten bleibt. Später betont Unna (1897) nochmals ausdrücklich, daß Keratohyalin und Elaidin mit der Verhornung nichts zu tun haben; das letztere soll die Durchfeuchtung der Haut verhindern, die die Verhornung erschweren würde.

Zu diesen verschiedenen Auffassungen hat Ranvier (1899) selbst nochmals Stellung genommen und zunächst betont, daß die Kerne ebenso wie die Fasern nicht Protoplasma, sondern nur von diesem gebildet sind, ähnlich wie Stärkekörner. Die verschiedenen Ansichten wegen ihrer Benennung betrachtet er nur als einen Wortstreit, denn beim Übergang der Zellen in das Stratum intermedium, das im Stratum lucidum die eigentliche Grenzschicht zwischen Schleim- und Hornschicht bilden soll, verwandelt sich das körnige »Eleidin« plötzlich in das diffuse, was Ranvier in gleicher Weise durch zehnstündige Behandlung von Hautschnitten mit 10%iger Kochsalzlösung bewirken konnte, während dies nach vorheriger Fixierung in Alkohol nicht mehr gelingt. Das aus dem Schnitt in Tropfen ausgepreßte Elaidin zeigt oft Vakuolen, deren Menge bei Behandlung mit 10%iger Kochsalzlösung zunimmt, und bei stärkerer Konzentration noch größer ist.

Besonders eingehend hat H. Rabl (1896b, 1897b) diese Fragen behandelt. Bezüglich der Herkunft des Keratohyalin hat er (1896a) gegenüber den Ansichten Blaschkos und Kromayers angeführt, daß die Keratohyalinkörner nicht innerhalb sondern zwischen den Fasern entstehen und Reihen bilden können, da er (1897a) im Stratum granulosum beide nebeneinander findet, und daß sie auch nicht aus dem Zerfall der Fasern hervorgehen, da solche auch oberhalb des Stratum granulosum vorhanden sind. Die Körner bestehen auch nicht aus Chromatin, da dieses in Zellen mit reichlichem Keratohyalin ganz unverändert sein kann und das Keratohyalin sich nach oben immer weniger mit Kernfarbstoffen und mehr mit Eosin färbt, stellenweise sogar überhaupt oxyphil ist. Das Keratohyalin kann nach H. Rabl (1897b, 1901) schon innerhalb des Kernes auftreten, wie im Prae-

putium, meist wird jedoch aus dem Kern die farblose Muttersubstanz ausgeschieden, aus der sich in seiner Umgebung die Körner bilden. Der Kern wird währenddessen kleiner und sobald sich ein Spalt um ihn gebildet hat, hört die Ausscheidung auf. Das Keratohyalin stellt nur eine Begleiterscheinung der Hornbildung dar; es wird nach oben weicher und wandelt sich in ölartige Tropfen um, die den Zellkörper vollkommen erfüllen. Mit Rücksicht auf den von Ranvier geprägten Namen hat H. Rabl (1896b) für diese Substanz die Bezeichnung Keratoeleidin vorgeschlagen. Sie ist kein Glyzerinfett, wie auch Merk (1899) festgestellt hat, da sie sich durch Osmium nicht darstellen läßt und in Äther und Alkohol unlöslich ist, sondern besteht hauptsächlich aus einem Eiweißkörper. Schwankungen in ihrer Menge führt H. Rabl (1897b) auf die schubweise Entstehung zurück. In dem Mengenverhältnis von Keratohyalin und Elaidin besteht eine Gesetzmäßigkeit und beide bilden über den Papillen eine dickere Schichte, als zwischen diesen.

Weidenreich (1900, 1901) hat dagegen jede Herkunft des Keratohyalin aus dem Kern abgelehnt, da er es nie in diesem gefunden hat und die Körner nicht immer zuerst in der Umgebung des Kernes und auch nicht nach der Größe in konzentrischen Zonen um diesen liegen. Er meint vielmehr, daß das Keratohyalin aus der Interfibrillarsubstanz entsteht, während die Fasern an der Oberfläche zu einer Membran verschmelzen, im übrigen aber unverändert erhalten bleiben. Ein in das Protoplasma übertretendes Lösungsprodukt des Kernes soll die Verflüssigung des Keratohyalin zu Elaidin bewirken, das in den basalen 2—3 Lagen der Hornschicht flüssig bleibt und dann eine festzähe Konsistenz annimmt, weshalb es Weidenreich dann als Pareleidin bezeichnet; dieses trocknet an der Oberfläche zu einer krümeligen Masse ein. Auf dem wechselnden Vorhandensein von Pareleidin soll die von ihm beschriebene Schichtung des Stratum corneum beruhen. Das Elaidin kann in gepreßtem Zustand doppelbrechend sein. Es gibt auch bei seinen weiteren Veränderungen keine Fettreaktion. Apoland (1901) teilt Weidenreichs Auffassung über die Herkunft des Keratohyalins nach Untersuchungen an Schweinsklauen, wo die beiden Typen der Verhornung nach Art der Epidermis und des Nagels nebeneinander vorkommen. Der Verhornungsprozeß und die daran beteiligte Keratohyalinbildung sollen in einem reziproken Verhältnis stehen, so daß das eine fehlt, wenn das andere in exzessiver Weise erfolgt. Die mit der Entfernung von der ernährenden Matrix eintretende Ernährungsstörung soll bei der Fibrillarsubstanz zur Ver-

hornung führen, bei der Interfibrillarsubstanz zur Keratohyalinbildung. In Übereinstimmung mit H. Rabl hält auch Ciliano (1908) das Elaidin für ein Albumin. Es koaguliert in der Hitze und löst sich in allen Eiweiß lösenden Mitteln, wie Alkalien und Säuren im Überschuß, während Reagenzien, die Eiweiß aussalzen oder fällen auch das Elaidin im Schnitt erhalten. Es färbt sich nach Wile (1909) wohl mit sauren, aber mit keinem einzigen basischen Farbstoff. In der suprabasalen Hornschichte bildet es angeblich in besonders reiner Form Ringe um die Kernhöhlen.

In neuesten Abhandlungen aber werden wieder andere Auffassungen vertreten. Kreibich (1915) schließt nach Beobachtungen über auswandernde Kernkörperchen in spitzen Kondylomen, daß das Keratohyalin ein flüssiges Gemisch aus Chromatin und Nucleolin darstellt, das in seinen färberischen Eigenschaften sowohl durch das Protoplasma der Zelle, wie auch möglicherweise durch die Zusammensetzung des Nukleolin beeinflußt werden kann. Die große Menge soll sich daraus erklären, daß seine Ausscheidung aus dem Kern durch Vermittlung des Kernkörperchens nach Art einer Sekretion erfolgt. Auch Herxheimer und Nathan (1916) behaupten besonders nach Beobachtungen bei Pemphigus vegetans, daß das Keratohyalin ein Gemisch von Kernsubstanzen ist, das nicht immer die gleiche Zusammensetzung hat, aber dem Nukleolin näher steht. Aus dem Kern sollen, etwas anders als dies Kreibich beschreibt, unter dem Bilde von Sprossungsfiguren Schollen durch die Kernmembran in den umgebenden Spalt austreten, und als Keratohyalinkörner noch durch Fäden mit dem Kern verbunden bleiben, während dieser zusammenschrumpft, homogen und dunkel gefärbt erscheint und sich dann ganz auflöst. Dagegen ist v. Schumacher (1918) auf Grund von Untersuchungen an der Haut eines neugeborenen Nilpferdes zu der Auffassung gekommen, daß Stoffe aus den Gefäßen in die Interzellularräume des Stratum spinosum und dann, vielleicht erst durch das Hinzukommen von chemischen Substanzen in den Zellen, zur Bildung von Keratohyalin verwendet werden, da er ganz ähnlich sich färbende körnige Massen in den Gefäßen und den Interzellularlücken darstellen konnte. v. Schumacher meint selbst, daß die Injektion der Blutgefäße mit Formol bei der Füllung der Interzellularlücken eine gewisse Rolle spielen könnte. Da diese auch nur an zwei Hautstellen beobachtet wurde und ich selbst nirgends etwas ähnliches feststellen konnte, glaube ich, daß es sich hierbei um Kunstprodukte handelt, die aber zeigen, daß auf diesem Wege Stoffe in das Stratum granulosum

gelangen können. Besonders interessant ist die Angabe v. Schumachers, daß die ungemein langen Papillen in der Sohlen- und Zehenhaut beim Nilpferd mit ihren Spitzen frei in das Stratum lucidum vorragen. Kyrle (1925) zieht aus den widersprechenden Angaben den Schluß, daß vielleicht Kerne und Fasern an der Keratohyalinbildung beteiligt sind, da beide Veränderungen zeigen. Das Keratohyalin ist wahrscheinlich chemisch ganz anders gebaut als das Keratin, doch meint Kyrle, daß im Stratum lucidum ein Umbau erfolgt, und daß das Elaidin eine Zwischenstufe zwischen jenen beiden Stoffen ist. So soll bei der Paratokeratose der Mangel des Keratohyalin den des Elaidin und schließlich des Keratin zur Folge haben, womit auch die Rückbildung des Kernes unterbleibt. Dagegen können bei der Hyperkeratose, einer verstärkten und überstürzt schnellen Verhornung infolge Störungen des Chemismus der Zellen, diese physiologischen Vorstufen des Keratin fehlen. Im Gegensatz zu allen bisherigen Ansichten behauptet De Moulin (1925), daß auch das Stratum granulosum in Wirklichkeit homogen sei, wie die homogen verhornten Zellen, in die es schroff übergeht, denn daß ein homogenes Gel aus einer sehr groben Eiweißstruktur entsteht, sei eine kolloid-chemische Unmöglichkeit.

Trotz der zahlreichen Untersuchungen hat sich noch keine einheitliche Auffassung über die Herkunft und Bedeutung des Keratohyalin und Elaidin gebildet. Aber auch zur Nomenklatur muß Stellung genommen werden. Die erste Bezeichnung für die Körner des Stratum granulosum stammt von Ranvier, der im Gegensatz zu dem das Stratum lucidum diffus durchtränkenden »Eleidin« von einem körnigen gesprochen, und beide Stoffe so mit recht in einen innigen Zusammenhang gebracht hat. Zweifellos gehen aber mit der Verflüssigung des Keratohyalin, wie noch besprochen werden soll, auch chemische Veränderungen vor sich und so ergibt sich das Bedürfnis, dies auch in der Bezeichnung zum Ausdruck zu bringen. Ranvier hat den Namen »Eleidin« zunächst für die ölartige Substanz des Stratum lucidum geprägt, für die auch seine Angaben hauptsächlich gelten, und trotzdem es sich gewiß nicht um einen Fettkörper im chemischen Sinne handelt, kann der gebräuchliche Name dafür wohl beibehalten werden, nur sollte es sprachlich richtiger Elaidin heißen (*τὸ ἔλαιον*, das Öl), welche Schreibweise daher hier angewendet wird. Für die körnige Vorstufe im Stratum granulosum aber hat sich der von Waldeyer etwas später vorgeschlagene Name Keratohyalin eingebürgert. Chemisch ist diese Bezeichnung ebenso wenig einwandfrei, wie die andere, da es sich

um keine dem Keratin verwandte Substanz handelt. Ihr Auftreten ist auch keine notwendige Vorbedingung für den Verhornungsprozeß, wie ich mich selbst am Nagel überzeugen konnte, wohl aber finden sich die Körner nur dort, wo eine Verhornung im Gange ist. Der zweite Teil jenes Namens drückt aber hauptsächlich eine physikalische Eigenschaft aus, weil die Hyaline entgegen der ursprünglichen Auffassung zweifellos keine chemisch einheitlichen Körper darstellen. Da nun zur Sonderung vom Elaidin des Stratum lucidum ein neuer besserer Name für die Körner des Stratum granulosum den eingebürgerten kaum verdrängen dürfte, glaube ich, daß die Bezeichnung Keratohyalin in der angeführten Deutung, ähnlich wie sie auch Unna gerechtfertigt hat, für diese auch in verschiedenen Abarten auftretende Substanz beibehalten werden kann.

Manche Angaben über die Entstehung des Keratohyalin dürften auf Kunstprodukte zurückzuführen sein. Infolge der festeren Beschaffenheit, die der ganze Zelleib in der Epidermis durch das dichte Fasergerüst erhält, macht sich die mehr oder weniger starke Schrumpfung, die mit den histologischen Methoden verbunden ist, in besonderem Maße am Kern bemerkbar, der noch durch den Einfluß von Reagenzien, wie später besprochen wird, weitere Veränderungen erfahren kann. Es wurde aber bereits früher festgestellt, daß die Kerne bei geeigneter Behandlung ohne Spaltbildung mit glatter Oberfläche oder einzelnen Einziehungen dem Protoplasma unmittelbar anliegen. Größere Unregelmäßigkeiten und daran sich anschließende Schrumpfungen, wie auch Veränderungen am Chromatin und den vorwiegend in der Zweizahl vorhandenen Kernkörperchen treten erst auf, wenn der größte Teil des Keratohyalin schon gebildet ist und der Übergang in das Stratum lucidum erfolgt. Ich glaube daher, daß die Zellkerne in keiner Beziehung zur Bildung des Keratohyalin stehen und wenn sich dieses auch meist in ihrer Nachbarschaft am reichlichsten ansammelt, so finde ich doch gerade die kleinsten, wie oft auch die ersten Körnchen in größerer Entfernung vom Kern, was sich bei Färbung mit Heidenhains Eisenhämatoxylin gut feststellen läßt.

Ein Grund für die verschiedenen Auffassungen über die Herkunft des Keratohyalin liegt auch darin, daß die einzelnen Autoren mit verschiedenen Färbungsmethoden gearbeitet und daß sie aus der gleichen Färbung verschiedener Gebilde auf chemische Beziehungen geschlossen haben. Bei den meisten Darstellungen des Keratohyalin färben sich die Zellkerne oder die Protoplasmafasern, sehr oft auch beide mit, so daß es schwer fällt, festzustellen, in wie weit diese Gebilde zu-

einander in Beziehung stehen. Selbst so reine Kernfarbstoffe, wie Hämalaun, werden auch von den Keratohyalinkörnern gespeichert. Immerhin gelingt es doch auch die Kerne ohne Beteiligung des Keratohyalin darzustellen. So erhielt ich mit einem nach den Angaben von UNNA-TÄNZER hergestellten sauren Orzein, das aber die elastischen Fasern schlecht färbte, in der Epidermis eine ausschließliche Färbung der Kerne und dasselbe bewirkt die von FEULGEN und ROSSENBECK angegebene Nuklealreaktion, die, wie bereits eingangs erwähnt wurde, das Keratohyalin wie auch andere basophile Substanzen ungefärbt läßt. Obwohl ich nicht glaube, daß es sich hierbei wirklich um eine chemische Reaktion auf Nuklein handelt, spricht auch dieser Färbungsunterschied gegen nahe Beziehungen des Keratohyalin zum Chromatin, wie zum Zellkern überhaupt, dessen Verhalten mit diesen Methoden durch isolierte Färbung besonders gut verfolgt werden kann. Es steht in schärfstem Gegensatz zu der großen Menge, in der das Keratohyalin gebildet wird. Bei Färbung mit Kresylechtviolett bleibt, wie schon erwähnt wurde, unter Umständen das Keratohyalin ebenso wie die Fasern ungefärbt, während außer den Kernen auch das Protoplasma schön gefärbt hervortritt, doch lassen sich auch an diesem im Stratum granulosum keine wesentlichen Veränderungen feststellen. Umgekehrt bleiben bei der GRAMschen Färbung nach Differenzierung mit Salzsäure-Alkohol in der früher angegebenen Weise außer dem Keratohyalin und dem Elaidin nur die dicken Epithelfasern gefärbt, während gerade die Kerne den Farbstoff vollkommen abgeben.

Die reinste, nahezu isolierte Darstellung der Keratohyalinkörner erhielt ich mit BESTS Karmin, das Kerne und Plasma kaum, die Fasern aber gar nicht mitfärbt. Da diese Färbung nach verschiedensten Fixierungen auch an Gefrierschnitten und selbst nach Behandlung mit Mundspeichel eintritt, während die Jodreaktion negativ ausfällt, können daraus keine Schlüsse auf Beziehungen des Keratohyalin zu Glykogen gezogen werden. Eine auffallende Übereinstimmung zwischen beiden Substanzen zeigt sich aber auch in der Lage der Keratohyalinkörner innerhalb der Epidermis und dem Auftreten von Glykogen in anderen geschichteten Pflasterepithelien. So fand ich (1923) bei Untersuchung der Epiglottis, daß das Glykogen hier nicht in den basalen Lagen des geschichteten Pflasterepithels gebildet wird, sondern an der Rückseite auf die oberflächliche Hälfte, an der Vorderseite auf die oberen zwei Drittel der ganzen Epithelschichte beschränkt ist, und ein Vergleich mit der Epidermis zeigt auch in Form und Lagerung der Körner und Schollen eine auffallende Ähnlichkeit. Dies scheint mir darauf

hinzuweisen, daß das Keratohyalin wie das Glykogen eine besondere Stellung im Chemismus der betreffenden Zellen einnimmt, und daß bei der allmählichen Vergrößerung und Umbildung der Körner auch ein Konzentrationsprozeß, vielleicht nach vorhergehender Aufnahme von Stoffen aus den unmittelbar unterhalb endenden interzellulären Saftlücken stattfindet.

Zunächst aber entstehen die Keratohyalinkörner aus den Epithelfasern, die, wie schon besprochen wurde, im Stratum granulosum eine Auflösung und anschließend eine Neubildung in anderer Form erfahren.

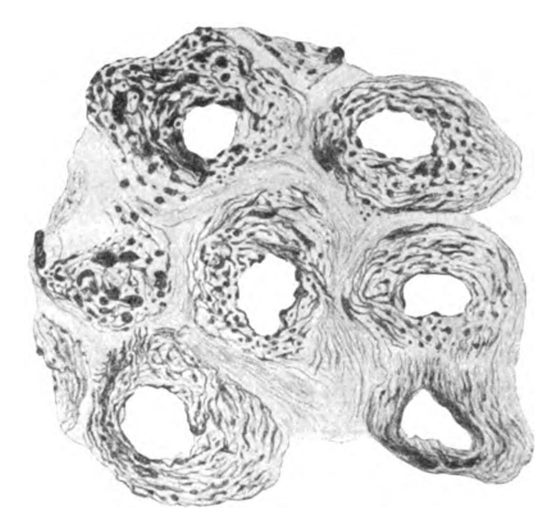


Fig. 12.
Sohlenhaut vom erwachsenen Mann, mit Formol durchspült. Gefrierflachschnitt nach Gram gefärbt. Epithelfasern im Stratum granulosum in Keratohyalin übergehend; rechts unten scheinbar Abschluß einer Zellteilung. Vergr. 1114fach.

Bei Anwendung der Gramschen Färbung ohne Differenzierung in Salzsäure-Alkohol läßt sich verfolgen, wie in den Fasern besonders an Kreuzungspunkten Verdickungen auftreten, so daß diese knotig werden und in Reihen von Stäbchen und Körnern zerfallen, oder an Stellen besonders dichter Lagerung Netze bilden, bis schließlich zwischen den allmählich zusammenfließenden Schollen von den Fasern nichts mehr zu sehen ist. In der Fig. 12 ist dieser Übergang von Fasern in Keratohyalin zu sehen. Aber auch mit anderen Färbungen, besonders mit Molybdänhämatoxylin konnte ich an dünnen Schnitten feststellen, wie die Fasern Verdickungen bekommen und mit zunehmender Keratohyalinbildung besonders im Innern der Zellen spärlicher werden; besonders gut war dies an einer in Zenkers Flüssigkeit fixierten Finger-

haut zu sehen. Auch im Polarisationsbild läßt sich die Abnahme der doppelbrechenden Fasern im Stratum granulosum verfolgen, da das Keratohyalin isotrop ist.

Schließlich wird das Keratohyalin wahrscheinlich unter Hinzutritt anderer Substanzen aus dem Plasma und Kern verflüssigt, doch dürfte hierbei vielleicht auch der Schweiß schon eine Rolle spielen. Der Wechsel in der Färbung bei Anwendung von Delafields Hämatoxylin und Kongorot oder Pikrokarmin läßt diese Umwandlung besonders schön hervortreten. Hierbei entsteht das Elaidin, das die geschrumpften Zellen im Stratum lucidum durchtränkt und zweifellos die Ursache ist, daß sich dieses mit Osmium bräunt, was aber an Gefrierschnitten nach Formol-Fixierung erst bei nachträglichem Liegen in Wasser oder in Alkohol einen stärkeren Grad annimmt und auch an Schnitten, die durch längere Behandlung mit heißem Alkohol und Äther von allem Fett befreit wurden, eintritt. Dementsprechend bewirkt von den Fettfarbstoffen nur Nilblausulfat eine Färbung, die aber alkoholbeständig ist. Das Elaidin ist also ebensowenig ein fettartiger Körper, wie das Keratohyalin, läßt sich aber auch zum Glykogen in keine Beziehung bringen. Das Stratum lucidum nimmt zwar mit Bests Karmin eine diffuse Färbung an, zu der hier noch eine ebensolche Bräunung durch Jod kommt, doch erfolgt beides ganz unabhängig von der Fixierung und selbst nach vorhergehender Behandlung mit Mundspeichel.

Im Stratum corneum kann sich wohl in einzelnen Zellen besonders in der Umgebung der Schweißdrüsengänge stellenweise eine homogene, dem Elaidin ähnliche Substanz finden, die teilweise mit Nilblausulfat eine violette Färbung annimmt, doch glaube ich nicht, daß diese einer eigenen Bezeichnung bedarf, da es sich nur um Reste infolge unvollständiger Weiterentwicklung handeln dürfte. Größtenteils aber geht das Elaidin mit dem übrigen Zellinhalt, außer dem Kernrest, in der Bildung der Fasern auf, die infolge der plötzlichen, wahrscheinlich auf Einwirkung des Schweißes beruhenden Volumszunahme der Zellen beim Übergang in das Stratum corneum in anderer Form wieder deutlich hervortreten. Recht charakteristisch kommen diese Vorgänge in Fig. 6 durch die Verteilung der Thionin-Pikrinsäure-Niederschläge zur Geltung. Die Unterschiede, die sich an den Fasern des Stratum corneum gegenüber jenen des Stratum spinosum zeigen und früher besprochen wurden, dürften auf den im Stratum granulosum und lucidum sich abspielenden chemischen Vorgängen beruhen. Diese kommen in der Aufeinanderfolge der Schichten, am vollkommensten in der

Epidermis der Sohlenhaut zum Ausdruck, zeigen aber an verschiedenen Körperstellen beträchtliche, hauptsächlich quantitative Unterschiede. Zu einer Unterscheidung weiterer Schichten im Stratum lucidum und corneum, wie dies einzelne Autoren beschrieben haben, scheint mir keine Veranlassung vorzuliegen.

Wertvolle Einblicke in diese Vorgänge, die zu den mit der Entwicklung vom Stratum spinosum zum Stratum corneum verbundenen Veränderungen führen, gewähren auch chemische Beeinflussungen des Keratohyalin und Elaidin. Aus den angeführten Beobachtungen verschiedener Autoren geht bereits hervor, das diese Substanzen durch Säuren, Alkalien und verschiedene Salze teils zur Lösung, teils zur Quellung gebracht werden. Im Anschluß hieran habe ich den Einfluß solcher Reagenzien auf frische Schnitte von menschlicher Sohlenhaut unter dem Mikroskop verfolgt und auch kleine Stücke davon mit diesen Reagenzien behandelt, dann in Formol fixiert und an Gefrierschnitten, wie auch nach Zelloidineinbettung mit verschiedenen Färbungen untersucht. Die Zellen des Stratum granulosum zeigen nach Behandlung mit 10% Kochsalzlösung statt der Keratohyalinkörner nur mehr eine diffuse Färbung oder mit Molybdänhämatoxylin eine feine Faserung, die an ähnliche Bilder im Stratum lucidum erinnert. Dagegen treten um die Kerne basophile, dunkel gefärbte, tropfenartige Gebilde auf, die teilweise noch mit dem Kern zusammenhängen und wohl aus diesem stammen, nach dem abweichenden Verhalten gegenüber Kochsalzlösung aber kein Keratohyalin darstellen können. Auch nach Behandlung mit 5% Salpetersäure habe ich solche Veränderungen am Kern gefunden. Es scheint mir danach wahrscheinlich, daß sich in ähnlicher Weise auch jene Angaben erklären dürften, nach denen das Keratohyalin direkt aus dem Kern ausgeschieden werden soll. Überhaupt zeigen diese Versuche, daß bei Beurteilung der mit verschiedenen, besonders stark sauren Fixierungsmitteln erhaltenen Bilder entsprechende Vorsicht notwendig ist. Auch das Elaidin wird durch die 10% Kochsalzlösung verändert, da sich das Stratum lucidum danach mit der GRAMschen Methode nicht mehr färbt, mit Molybdänhämatoxylin aber eine deutliche, feine Faserung aufweist. Dagegen bewirkt 5% Salpetersäure, wie auch 10% Essigsäure im Stratum lucidum eine Quellung der Zellen, die dann eine mehr senkrecht zur Oberfläche gerichtete, mit Molybdänhämatoxylin sich rötlich färbende Faserung zeigen, wie dies sonst erst im Stratum corneum der Fall ist. Aus diesen Versuchen ergibt sich also im Vergleich zu den übrigen Schichten eine größere Empfindlichkeit des

Stratum granulosum und lucidum gegenüber chemischen Einwirkungen, was zweifellos auf das Keratohyalin und besonders auf seinen Abkömmling, das Elaidin zu beziehen ist. Damit gewinnt es aber an Wahrscheinlichkeit, daß bei der Entwicklung zum Stratum corneum der Einfluß des Schweißes eine Rolle spielen dürfte, wie das Ernst (1896 b) und Weidenreich (1900) vertreten haben.

Diese Annahme erfährt noch dadurch eine Stützung, daß die Zellen in der Umgebung der Schweißdrüsengänge die stärkste Quellung zeigen und am frühesten, nämlich schon im Stratum spinosum Veränderungen aufweisen. Der korkzieherartige Verlauf dieser Gänge und der Mangel einer eigenen, abgrenzenden Wandung begünstigt eine Durchtränkung des Stratum corneum mit Schweiß, die sich vielleicht bis zum Stratum granulosum erstreckt und so an den chemischen Vorgängen in diesem Bereiche beteiligt sein kann. Mit dieser hypothetischen Auffassung von den Begleiterscheinungen des Verhornungsprozesses in der dicken Epidermis der Beugeseite von Hand und Fuß läßt sich auch das wechselnde Verhalten an anderen Körperstellen gut in Einklang bringen. Während das Stratum spinosum überall annähernd den gleichen Bau zeigt, fehlt ein Stratum lucidum bei geringerer Entwicklung des Stratum corneum und Mangel einer dichten Faserung in den dann mehr blasig aussehenden Hornzellen. Ähnlich wie um die Schweißdrüsengänge finden sich solche z. B. in der Haut der Achselhöhle, wo sie vielleicht auch auf eine stärkere und unmittelbarere Einwirkung des Schweißes zurückzuführen sind. Am Nagel fehlt dagegen auch ein Stratum granulosum, indem es hier ohne weitere strukturelle Veränderungen unter Verdichtung und Abplattung zu einer vollständigen Verhornung der ganzen Zellen kommt und damit steht im Einklang, daß an dieser Stelle auch keine Schweißabsonderung stattfindet.

XI. Der wechselnde Bau des Stratum corneum.

Mit Recht sagt Kyrle (1925): »Das Stratum corneum stellt gewissermaßen einen Spiegel dar, in dem alle biologischen Geschehnisse innerhalb der Epidermis aufgezeigt werden«. Dies gilt nicht nur von den pathologischen Veränderungen, sondern auch von der normalen Hornschicht, die an verschiedenen Körperstellen eine sehr wechselnde Ausbildung erfährt, und außerdem an bestimmten Körperstellen noch einen besonderen Aufbau aus verschiedenartigen Zellen zeigen kann. Diese bestehen in der Sohlenhaut, wie bereits im Einzelnen ausgeführt wurde, aus einer Hornmembran mit feinen Poren, einem dichten

Faserwerk und dem Rest des Kernes und sind durch kurze Interzellularbrücken mit feinen Knötchen unter einander verbunden. Ihre Ausbildung erfolgt aber beim Übergang aus dem Stratum lucidum nicht überall in gleicher Weise und auch bei den einzelnen Zellen verschieden vollkommen und so finden sich in der Literatur zahlreiche Angaben über eine wechselnde Beschaffenheit der Hornzellen, die sich zunächst an der verschiedenen Färbung in den Schnitten zeigt. Zander (1888) hat zwei Typen von Hornzellen unterschieden, wenig abgeflachte mit Hornnetz und flache, in toto verhornte, die auch nebeneinander vorkommen können. So fand er an der Beugeseite von Hand und Fuß mitunter eine ausgesprochene Schichtung aus einer wechselnden Anzahl von Lagen beider Zellarten bestehend. Zander meint, daß dies mit einer periodisch wechselnden Häufigkeit der Zellteilungen zusammenhängt, wobei spärliche Mitosen die Bildung abgeflachter Zellen zur Folge haben soll. Ernst (1896b) hat bei Anwendung der Gramschen Färbung mit Differenzierung in Salzsäure-Alkohol festgestellt, daß sich in dem größtenteils entfärbten Stratum corneum vor allem die Schweißdrüsengänge abheben, die auch in der Keimschichte von einem violetten Ring und weiter außen von Keratohyalinkörnern umgeben sind. Aber auch in der weiteren Umgebung der Schweißdrüsengänge finden sich in der Hornschichte einzelne dunkelgefärbte Zellen. Ernst denkt an die Möglichkeit eines Einflusses des Schweißes, der vielleicht auch die Ursache ist, daß die Zellen an der Oberfläche den Farbstoff etwas fester zurückhalten. Wie H. Rabl (1897b) angibt, erscheint schon im ungefärbten Schnitt der suprapapilläre Teil des Stratum corneum dunkler als der interpapilläre, den Furchen entsprechende. Der Erstere färbt sich mit Hämatoxylin, der Letztere mit Eosin, wie dies auch an der von Schaffer (1922) abgebildeten Fingerhaut, zu sehen ist. Nach mehrtägiger Einwirkung von Osmium auf einen frischen, unfixierten Hautschnitt findet H. Rabl (1896b) im Stratum corneum hauptsächlich Zellen über den Papillen und fast keine über den interpapillären Epithelzapfen geschwärzt, wie er meint, weil der Inhalt aus den angeschnittenen Zellen ausgeflossen ist; doch nimmt H. Rabl (1897b) später auch eine ungleiche Verteilung des Fettes an. Weidenreich (1901) hält das Pareleidin für das anatomische Substrat der färberischen Differenzen in den verschiedenen Schichten des Stratum corneum. De Moulin (1923) findet, daß sich die Zellen mit verdünntem Methylenblau verschieden stark färben. Auf die Schlüsse, die Unna und seine Schüler aus diesem verschiedenen Verhalten gegen Farbstoffe gezogen haben, soll später eingegangen werden.

Eine verschiedene Färbung des Stratum corneum im Gebiet der Oberflächenleisten und -furchen zeigt sich mehr oder weniger bei allen Mehrfachfärbungen, indem sich der Faltenanteil als stärker oxyphil erweist, während der Leistenanteil vorwiegend basische Farbstoffe annimmt. Besonders schön kommt dieser Unterschied bei der Anwendung von MALLORYS Gemisch mit Fuchsin-Vorfärbung oder in der Modifikation von HEIDENHAIN mit Azokarmin zum Ausdruck, wie in Fig. 13 zu sehen ist. Ein Vergleich mit der Abb. 10 zeigt eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Verhalten der Fasern, die ja im Bereiche der Falten besonders dicht angeordnet sind.

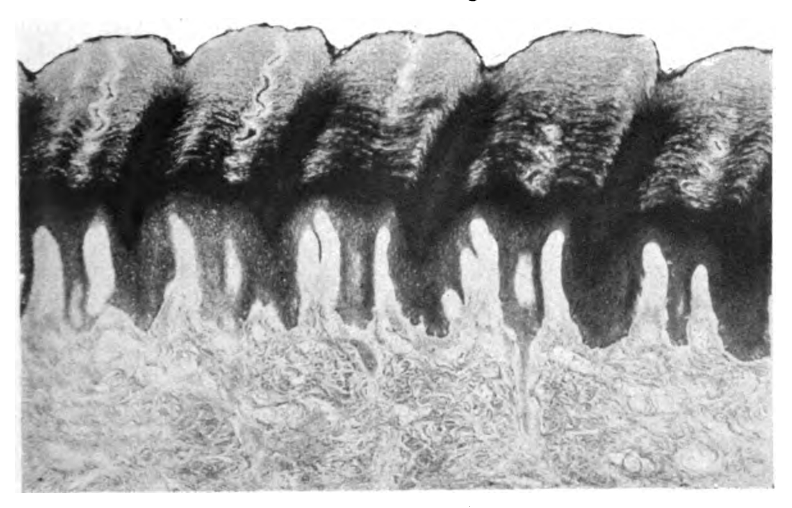


Fig. 13.
Fingerhaut von einem 10jährigen Mädchen nach Amputation in Alkohol-Formalin fixiert. Zelloidinquerschnitt mit Azokarmin-MALLORY gefärbt. Oberflächenrelief, verschiedene Färbung des Stratum corneum im Gebiet der Drüsenleisten und der Falten. Photographie. Vergr. 43fach.

Am Endglied des gleichen Fingers konnte ich im Stratum corneum auch eine Schichtung parallel zur Oberfläche feststellen, die besonders im Leistenanteil nach Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch und Eosin sehr deutlich hervortritt und in Fig. 14 wiedergegeben ist. Es findet hier durchschnittlich zwanzig mal — die geringen Schwankungen in der Anzahl dürften auf der wechselnden Abnützung der Epidermis an der Oberfläche beruhen — ein Wechsel schmaler, roter und blau gefärbter Streifen statt, wobei die Zellen der rot gefärbten jenen im Faltenanteil ähneln. Da in dieser von einem frisch fixierten Material stammenden Epidermis überhaupt keine Mitosen zu finden waren und auch im Stratum spinosum nicht die geringste Andeutung einer Schichtung zu sehen ist, kann diese nicht auf der wechselnden

Vermehrung der Zellen in den basalen Schichten beruhen, wie ZANDER (1888) solche Befunde erklären wollte. Näher liegt wohl die Annahme, daß es sich hier nach Art der Jahresringe in den Baumstämmen um Tagesschichten handelt, die vielleicht durch eine wechselnde Schweißabsonderung bei Tag und bei Nacht zustande kommen, so daß die blauen Streifen bei Tag, die roten bei Nacht entstehen würden. Da dieser Finger von einem in der Landwirtschaft tätigen Mädchen stammt und im Hochsommer infolge eines Unfalles amputiert werden mußte, ließe sich hieraus erklären, daß der Unterschied stärker, als dies sonst die Regel ist, zur Geltung kam. Wenn diese Annahme richtig ist, würde daraus hervorgehen, daß eine Zelle an dieser Stelle etwa drei Wochen braucht, um vom Stratum lucidum bis an die Oberfläche zu gelangen.

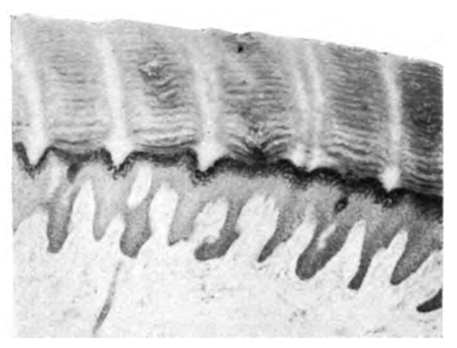


Fig. 14.

Haut von der Fingerbeere des dritten Fingers eines 10jährigen Mädchens nach Amputation in Alkohol-Formalin fixiert. Zelloidinquerschnitt mit DELAFIELDs Hämatoxylingemisch und Eosin gefärbt. Oberfläche abgegriffen, Schichtung im Stratum corneum. Photographie. Vergr. 34fach.

Aber auch zwischen den einzelnen Zellen besonders im Bereiche der Leisten können sich lebhafte Farbenunterschiede zeigen, wie dies besonders auffallend an Gefrierflachschnitten von der mit Formol durchspülten Sohlenhaut zur Geltung kam. Nach Färbung mit Fuchsin und MALLORYS Gemisch finden sich hier nebeneinander rote, gelbe, blaue und farblose Zellen und ebenso nehmen benachbarte Zellen mit Pikrofuchsin oder LEISHMANS Blutfarbstoff ganz verschiedene Farben an. Auch mit anderen Färbungen, wie HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin ergeben sich analoge Unterschiede. Dabei finden sich um die Schweißdrüsengänge in den Leisten neben dunklen auch ganz entfärbte Zellen und alle Zwischenstufen, während die Zellen im Faltenanteil ein gleichmäßigeres, bei mittlerer Differenzierung mehr dunkles Aussehen zeigen. An Flachschnitten durch das Stratum corneum von

einer Stelle der Sohlenhaut, wo keine Leisten vorhanden sind, sieht man als Begrenzung der Schweißdrüsengänge einzelne ganz dunkle und dann mehrere Reihen mittel dunkler Zellen in konzentrischer Anordnung, während in den Zwickeln zwischen diesen helle und dunkle Zellen gemischt liegen. Die Oberflächenzellen färben sich in den Furchen und an den Leisten, wie auch mit den meisten anderen Färbungen stärker, da sie infolge der starken Abplattung eine dichtere Beschaffenheit haben, worauf auch die übrigen Färbungsunterschiede vorwiegend beruhen. Sehr auffallend zeigen sich solche bei Anwen-

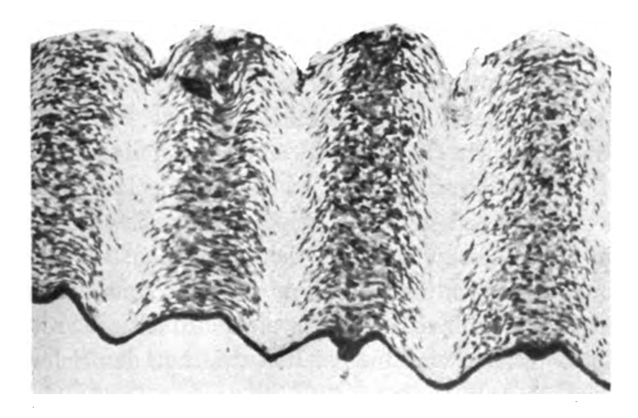


Fig. 15.

Sohlenhaut vom erwachsenen Mann, nach Amputation mit Formol durchspült. Gefrierquerschnitt nach GRAM-ERNST gefärbt. Kräftige Färbung des Stratum lucidum, wechselnde Färbung der Zellen in den Drüsenleisten, während die Zellen in den Falten ungefärbt sind. Photographie. Vergr. 31fach.

dung der GRAMschen Färbung besonders mit Differenzierung in Salzsäure-Alkohol nach ERNST. Wie Fig. 15 zeigt finden sich im Bereiche der Leisten dunkel, mäßig gefärbte und farblose Zellen gemischt, während die Zellen im Faltenanteil vorwiegend entfärbt sind, immer aber geringere Unterschiede zeigen. Diese hängen aber auch vom Grad der Differenzierung und von der Dicke des Schnittes ab. An Flachschnitten durch das Stratum corneum treten diese Unterschiede besonders deutlich hervor. In etwas geringerer Schärfe konnte ich solche selbst in der Nagelplatte feststellen. Wieso bei dieser Methode neben diffus gefärbten Zellen auch solche mit einem körnigen Inhalt auftreten, soll später besprochen werden und ebenso das wechselnde Aussehen der Hornzellen bei der von RAUSCH verwendeten Methode.

Auch in den nach SCHMORLs Methoden mit Thionin-Pikrinsäure behandelten Gefrierschnitten von der Sohlenhaut zeigen sich in der Menge des in den Zellen auftretenden Niederschlages analoge Unterschiede, wie in Fig. 6 zu sehen ist.

Bei Behandlung solcher Gefrierschnitte mit Osmiumtetroxyd findet sich nach zwei Tagen nur eine gleichmäßige gelbe Färbung, danach aber tritt besonders bei längerem Liegen im Wasser eine dunklere Bräunung einzelner Zellen des Stratum corneum zwischen den Drüsenausführungsgängen innerhalb der Leisten, aber auch im Bereiche der Falten ein; ebenso treten in der Nagelplatte dann dunklere Zellen hervor, die auch schwarze Körnchen aufweisen können. Wenn die Schnitte dagegen zuvor mit Alkohol und Äther entfettet wurden, bewirkt Osmiumtetroxyd auch mit mehrtägigem Liegen in Wasser keine Unterschiede zwischen den gleichmäßig gelblichen Zellen des Stratum corneum. Trotzdem ist es nach dem langsamen Eintritt und dem geringen Grad der Reduktion unwahrscheinlich, daß es sich hier um ein Lipoid handelt, zumal ich mit Sudan und Scharlachrot keine Färbung im Stratum corneum erhielt. Aus diesem Grunde können auch mit Nilblausulfat sich metachromatisch rötlich-violett färbende Einschlüsse in einzelnen Zellen zwischen den Schweißdrüsengängen kein Fett sein.

Zur Ergänzung dieser Beobachtungen wurden Gefrierflachschnitte durch frische Haut mit verschiedenen chemischen Reagenzien in der bereits besprochenen Weise behandelt. Bei Anwendung von 5%iger Natronlauge werden einzelne Zellen im Stratum corneum zwischen den Schweißdrüsengängen langsamer von der allgemeinen Quellung ergriffen und treten so mit ihrer Faserung besonders deutlich hervor. Sehr stark und rasch quellen dagegen die Zellen der interpapillären Streifen, also im Bereiche der Falten, so daß ein solcher Flachschnitt ein vollkommen gleichmäßig wabiges Aussehen annimmt, ähnlich wie die in Fig. 3 wiedergegebene Stelle eines verdauten Querschnittes. In einem verdauten Flachschnitt bleiben aber die durch die Form und Anordnung der Zellen gegebenen Unterschiede zwischen Leisten und Falten erhalten. Die in Abb. 11 dargestellten Doppelbrechungserscheinungen werden dagegen auch durch die Quellung, ebenso wie durch Verdauung vollkommen aufgehoben, weil hauptsächlich die Fasern quellen, wie bereits von H. RABL (1896b) und von MERK (1900) an isolierten Hornzellen festgestellt wurde. Da die Faserung im Bereiche der Falten besonders dicht ist, wie früher beschrieben wurde, erfolgt hier die stärkste Quellung, so daß ein Ausgleich der Unter-

schiede zwischen Falten und Leisten eintritt. In ähnlicher Weise bewirkt auch 10%ige Essigsäure eine Quellung im Stratum corneum, doch ist diese etwas geringer, so daß die Anisotropie nicht ganz verschwindet und mit 5%iger Salpetersäure erfolgt nur eine mäßige allgemeine Quellung ohne Ausgleich der Unterschiede im Bau. Gefärbte Schnitte von Schlenhautstücken, die mit 5%iger Salpetersäure und mit 10%iger Kochsalzlösung behandelt wurden, zeigen außer einer mäßigen Quellung eine Schichtung im Stratum corneum, die offenbar als Kunstprodukt beim Eindringen und Auswaschen der Reagenzien durch die ungleichmäßige Einwirkung zustande kommt.

Es besteht also ein beträchtlicher Unterschied zwischen den Zellen im Bereiche der Epidermisleisten und jenen in den Falten. Hier finden sich dichtere, weniger voluminöse Zellen, die vor allem reicher an Fasern sind, wie schon bei Besprechung des ganzen Fasersystems im Stratum corneum festgestellt wurde. Diese Zellen dürften sich aber auch im chemischen Aufbau ihrer Bestandteile, darunter wahrscheinlich auch durch einen geringeren Verhornungsgrad von den voluminöseren, weniger dichten, sich mehr mit basischen Farbstoffen färbenden Zellen der Leisten unterscheiden. In geringerem Maße finden sich solche Unterschiede auch in der nicht mit Leisten versehenen Epidermis, wobei die Beziehungen zu den Schweißdrüsengängen besonders deutlich hervortreten. So führt auch dies zu der Annahme, daß der Schweiß besonders bei der Blähung der Zellen in den Leisten eine Rolle spielt. Zugleich dürften diese Zellen im Vergleich zu jenen in den Falten auch eine festere Konsistenz annehmen. Ohne eine solche würde das entsprechend angeordnete Fasersystem wohl kaum genügen, um die Leisten bei der ständigen mechanischen Inanspruchnahme gerade der mit solchen versehenen Hautstellen so gut zu erhalten, daß das Oberflächenrelief nur bei sehr starker Abnützung besonders an den Fingerspitzen zeitweilig weniger hervortritt. Auch die Unterschiede zwischen den einzelnen Zellen besonders innerhalb der Leisten bestehen hauptsächlich in einer wechselnden Dichtigkeit, die sich beim Übergang aus dem Stratum lucidum ausbildet. Daß bei der Entwicklung dieser Besonderheiten im Bau der Hornschicht vor allem Vererbungsmomente maßgebend sind, geht auch aus den Untersuchungen Semons (1913) hervor.

XII. Ernsts Keratingranula und Rauschs Oberflächenrelief der Hornzellen.

Ernst (1896a) hat zunächst bei Untersuchung eines verhornenden Plattenepithelkrebses des Bronchus mit der Gramschen Färbung in manchen Zellen besondere Körnchen gefunden, die teilweise mit Keratohyalin übereinzustimmen schienen. Bei einer darauffolgenden Untersuchung normaler Horngebilde mit dieser Färbung und Differenzierung in Salzsäure-Alkohol weist Ernst (1896b) darauf hin, daß das Keratohyalin, die tingiblen Körper in der Hornschicht und die Protoplasmafasern, aus denen sie möglicherweise durch Zerfall hervorgehen, durch Färbbarkeit mit verschiedenen Modifikationen der Gramschen Färbung verbunden sind. Die Keratingranula, wie er die zweifelhaften Gebilde mit Vorbehalt nennt, färben sich mit dieser selbst, die Keratohyalinkörner mit der schonenderen Modifikation von Weigert und die Fasern mit der noch schonenderen Differenzierung von Kromayer-Benecke. Weiterhin findet Ernst (1897) bei verschiedenen pathologischen Verhornungen gefärbte und ungefärbte Körnchen, mitunter gemischt und auch unabhängig von Keratohyalin oder durch eine körnchenfreie Zone von diesem getrennt, weshalb er nun einen Zusammenhang doch für zweifelhaft hält. Wohl aber meint Ernst, daß man die Körnchen als Träger des Keratin ansprechen darf, weshalb er jenen Namen beibehält. Dagegen hat Kromayer (1898) diese Körnchen für Kunstprodukte erklärt. Er findet nämlich bei Verfolgung der Färbung mit Methylviolett unter dem Mikroskop, daß der Farbstoff aus den faserigen oder homogenen Hornzellen durch den Alkohol extrahiert und in vorher nicht nachweisbare Körner umgewandelt wird. Mit Methyviolett-Anilinwasser findet er in den schon in Verhornung begriffenen Zellen dort Fasern, wo mit der Gramschen Färbung Keratingranula in Reihen auftreten und bei Verwendung von Alkohol-Xylolgemischen erscheinen im ganzen Schnitt verschieden geformte Niederschläge. Da die Hornzellen den Farbstoff besonders festhalten, entsteht hier der Niederschlag schon mit reinem Alkohol. Demgegenüber hat Ernst (1898) allerdings mit Recht darauf hingewiesen, daß Kromayers Abbildungen mit seinen nicht übereinstimmen. Gegen die Deutung der Keratingranula als Farbstoffniederschläge führt Ernst an, daß er neben gefärbten gleichartige ungefärbte, stark lichtbrechende Körnchen findet, und daß die Körnchen nach Behandlung mit Trypsin oder Pepsin unzweifelhaft reduziert sind, während sich dafür eine diffuse Färbbarkeit der entsprechenden Zellen einstellt. Im Anschluß an die Befunde von Rausch konnte

Ernst auch an Hornzellen, die durch Wasserstoffsuperoxyd isoliert wurden, mit der Gramschen Färbung Körnchen und Netze darstellen, was ebenfalls ein Beweis gegen Farbstoffniederschläge sein soll. Auch Merk (1899) hat an Hornzellen, die nach Gram gefärbt wurden, eine Punktierung gesehen.

Rausch (1897) hat an Hornzellen, die durch neutrales Wasserstoffsuperoxyd isoliert, auf einem Objektträger ausgebreitet, über der Flamme fixiert und dann mit polychromem Methylenblau und rotem Blutlaugensalz behandelt wurden, rote und blaue Färbungen und teilweise gröbere oder feinere Punktierungen erhalten. Er deutet diese als ein Oberflächenrelief der Hornzellen, das den reduzierten Stachelpanzer aus den tieferen Lagen darstellen soll. MacLeod (1899) hat die Angaben von Ernst und Rausch mit deren Methoden an Schnitten und isolierten Zellen nachgeprüft und eine vollständige Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen der beiden Färbungen gefunden. Ernsts Keratingranula sind mit Rauschs Punkten identisch und liegen außerhalb der Zellen. Sie sind stets stark lichtbrechend und niemals ungefärbt und sollen keine Ähnlichkeit mit Niederschlägen haben, von denen seine Präparate verhältnismäßig frei waren. MacLeod hält es auch für unwahrscheinlich, daß Jod und rotes Blutlaugensalz ganz gleichartig geformte und gruppierte Niederschläge erzeugen. Es soll sich also bei diesen Gebilden weder um Kunstprodukte noch um Keratingranula, sondern um die geschrumpften Stacheln an der Oberfläche der Hornzellen handeln, wie er auch durch Vergleich mit Stachelzellen und mit verdauten Hornzellen feststellt, die ein Maschenwerk an ihrer Oberfläche zeigen. Dagegen erhielt v. Bergmann (1909) mit Rauschs Methode in den einzelnen Zellen Kombinationen verschiedener Körnungen und Färbungen, und an Schnitten in den Leisten blaue, in den Falten rote Zellen größtenteils mit einer feinen roten oder gröberen blauen Punktierung, die aber die Zellen bis auf einen hellen Saum vollkommen ausfüllt, also kein Oberflächenrelief darstellt. Zu demselben Ergebnis kommt v. Bergmann an isolierten Zellen, die er in Zelloidin eingebettet und dann in den Schnitten gefärbt hat. Entsprechend den Anschauungen Unnas sollen die hellen Säume aus Keratin A, die rotviolette Punktierung aus Keratin B und die blaue Punktierung aus Albumosen bestehen, während die hellblau gefärbten Zellen den hohlen Zellen entsprechen sollen. Doch wird auch in der neuesten Darstellung von Unna und Schumacher (1925) das Färbungsergebnis mit der Methode von Rausch als noch nicht völlig geklärt bezeichnet.

Zur Nachprüfung dieser Befunde von Ernst und Rausch habe ich Gefrierschnitte aus allen drei Richtungen durch das Stratum corneum der mit Formol durchspülten Sohlenhaut verwendet und nach diesen Methoden behandelt. Es ergaben sich dabei recht bunte Bilder mit teilweise sehr scharfen Differenzierungen, die sich aber durchwegs als Kunstprodukte erwiesen. Zweifel konnten in dieser Hinsicht nur bei der Färbung nach Gram bestehen. Mit Differenzierung in Salzsäure-Alkohol nach Ernsts Angaben führte diese, wie bereits beschrieben wurde, zu einer sehr wechselnden Färbung der Zellen im Stratum corneum, die teilweise eine Körnung von wechselnder Fein-

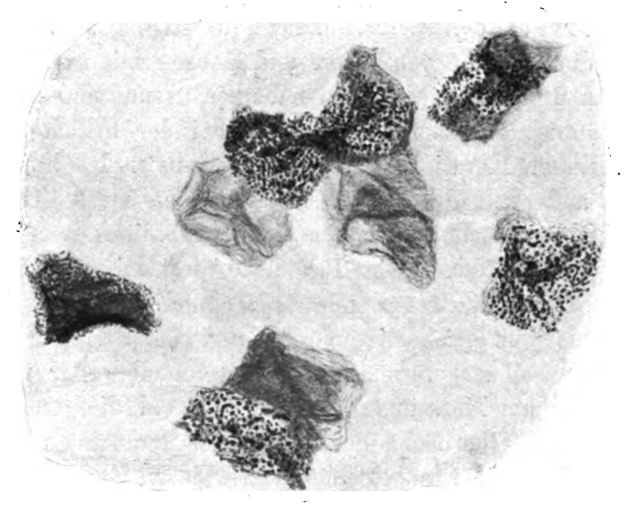


Fig. 16.
Sohlenhaut vom erwachsenen Mann, nach Amputation mit Formol durchspült. Gefrierflachschnitt nach Gram-Ernst gefärbt. Feiner und gröber gekörnte, diffus gefärbte und farblose Zellen im Stratum corneum nebeneinander. Vergr. 520fach.

heit aufwiesen, wie Fig. 16 zeigt. Solche Zellen finden sich vorwiegend im Bereiche der Leisten. Der schroffe Gegensatz zu den farblosen oder blasser diffus gefärbten Zellen der Umgebung ließ es zunächst fast ausgeschlossen erscheinen, daß es sich hier um Kunstprodukte handeln könnte, zumal in den tieferen Schichten der Epidermis und im Korium nirgends Niederschläge zu finden sind. Auffallend war aber, daß sich solche gekörnte Zellen fast nur in Flachschnitten finden und daß sich große Unterschiede bei wechselnder Dauer der Differenzierung und verschiedener Dicke des Schnittes zeigen. Während bei Flachschnitten bis zu 10 μ Dicke eine sehr rasche Entwässerung in 96%igen Alkohol und sofortige Unterbrechung

der Differenzierung durch Übertragen in Terpineol nötig ist, um überhaupt in einigen Zellen eine Körnung zu erhalten, weisen Schnitte von 30 μ Dicke unverhältnismäßig viel mehr solche auf. In Schnitten senkrecht zur Oberfläche gelang es mir überhaupt nur bei größerer Dicke eine Körnung darzustellen, die aber in besonders dicken Schnitten und bei kurzer Differenzierung in sehr vielen Zellen mehr oder weniger deutlich hervortrat. Gegen die Praeexistenz dieser Granula spricht aber auch, daß sie weder im ungefärbten Schnitt in schwächer oder stärker lichtbrechenden Medien noch mittels anderer Färbungen zu sehen sind. Die genaue Verfolgung des ganzen Färbungsvorganges unter dem Mikroskop mit jeder Komponente einzeln und in wechselnder Kombination hat ergeben, daß alle, besonders auch das Anilin, zum Zustandekommen dieser Körnung notwendig sind, die erst beim Übertragen in Alkohol auftritt und sich im Überschuß wieder löst, wie dies den eingangs besprochenen Versuchen mit dieser Färbung und teilweise auch den Angaben KROMAYERS entspricht. Die Befunde dieses Autors bei Differenzierung in Alkohol-Xylolgemischen lassen sich deshalb nicht zur Erklärung dieser Granula heranziehen, da hierbei auch in anderen Geweben und mehr oder weniger im ganzen Schnitt Niederschläge auftreten, während die hier beschriebenen auf bestimmte Zellen des Stratum corneum beschränkt sind. Ihr Auftreten in diesen beruht wohl auf der bereits behandelten Tatsache, daß einzelne Zellen des Stratum corneum das Gentianaviolett in sehr großer Menge festhalten, so daß es bei der weiteren Behandlung zur Niederschlagsbildung kommt. Daß in dicken Schnitten die von einer Hornmembran umgebenen Zellen teilweise uneröffnet bleiben, muß bei der Differenzierung eine Rolle spielen und da die Zellen parallel zur Oberfläche mehr oder weniger stark abgeplattet sind, erklärt sich hieraus auch der Unterschied bei verschiedener Schnittrichtung.

Handelt es sich somit bei den hier beschriebenen Beobachtungen zweifellos um Kunstprodukte, so dürfte dies auch für die Angabe über die »Keratingranula« wenigstens teilweise gelten. Beim Vergleich mit den Abbildungen und der Beschreibung von ERNST ergeben sich allerdings Unterschiede und an Präparaten, die Herr Ing. HÄMMERLE von den pathologischen Verhornungen in der Zysterne der Zize von Kühen in unserem Institute gemacht und in seiner Dissertation hierüber beschrieben hat, konnte ich mich überzeugen, daß hier in einer pathologischen Hornschicht feine, stark lichtbrechende Granula auftreten, die auch im ungefärbten Präparat zu sehen sind und sich nur teilweise nach GRAM und auch mit anderen Farbstoffen färben,

wie dies Ernst beschreibt. Wenn es sich also hierbei um eine natürliche Granulierung handelt, so konnte ich doch in der normalen menschlichen Epidermis nichts ähnliches feststellen, und glaube daher, daß jene Gebilde, die andere Autoren, und teilweise auch Ernst mit der Gramschen Färbung in den Hornzellen dargestellt haben, ebenfalls ähnliche Kunstprodukte waren, wie ich sie oben beschrieben habe.

In analoger Weise sind die Bilder zu erklären, die mit Rauschs Methode zustande kommen. In Gefrierschnitten senkrecht und parallel zur Oberfläche finden sich überall in bunter Anordnung durcheinander rote feingekörnte Zellen, dann violette und blaue mit immer größer werdenden Körnchen und einzelne Zellen weisen große dunkle Schollen mit einem grünlichen Stich auf. Mit der Größe nimmt die Zahl der Körnchen ab. Sie liegen im Inneren des ganzen Zelleibes und finden sich mitunter ähnlich, wie man dies bei Silberniederschlägen beobachten kann, in Schichten angeordnet nach Art der Liesegangschen Figuren. Die meisten körnchenhaltigen Zellen liegen im Bereiche der Falten, während im Leistenanteil die Mehrzahl der Zellen keine Körnchen sondern nur schwache diffuse Färbungen in verschiedenen Tönen zeigt. Auch hier hängt das Ergebnis vor allem von der Dicke des Schnittes und der Dauer der Differenzierung im essigsäurehaltigen Wasser ab, statt dessen man auch bloß nach der Behandlung mit rotem Blutlaugensalz einen mit Salzsäure schwach angesäuerten Alkohol verwenden kann. Es handelt sich hierbei also um Niederschläge, die bei der Einwirkung von rotem Blutlaugensalz auf das in den Hornzellen gespeicherte polychrome Methylenblau zustande kommen und bei ungenügendem Auswaschen in dem angesäuerten Wasser auch an anderen Stellen des Schnittes und besonders in den Spalten der verschiedenen Gewebe liegen.

XIII. Der Verhornungsprozeß.

Seit langem wurde versucht aus den Veränderungen der Zellen in den verschiedenen Schichten der Epidermis Schlüsse auf die zur Verhornung führenden Vorgänge zu ziehen. In Übereinstimmung mit P. G. Unna (1882) und den bereits früher, besonders bei Behandlung der Zellmembran und der Bildung des Keratohyalins und Elaidins, erwähnten Angaben anderer Autoren sagt H. Rabl (1896a, b, 1897), daß in der Epidermis im Gegensatz zu den ganz verhornenden Haarzellen nur das lebende Protoplasma an der Peripherie zu Hornsubstanz wird, was auch Weidenreich (1900) bestätigt. Dagegen

sollen nach Martinotti (1921) auch andere Zellbestandteile in der Epidermis verhornen, doch bleiben nach Verdauung nur jene Hornmembranen vom Stratum corneum übrig. Mertsching (1889) hatte gemeint, daß es sich bei den Kankroidperlen nicht um eine Verhornung, sondern um eine hyaline Degeneration handelt, da hier die oberflächliche Lage und die hierdurch hervorgerufene Austrocknung der Zellen fehlt. Dagegen hat Ernst (1896b) betont, daß die Verhornung unabhängig von der Vertrocknung erfolgt, da sie sich auch bei wasserbewohnenden Tieren findet und auch schon im intrauterinen Leben vor sich geht. Trotzdem hat De Moulin (1923) wieder dem Vertrocknen bei der Verhornung eine besondere Bedeutung beigemessen. Er vertritt die Ansicht, daß die Stabilität der Kolloide in den lebend angeblich homogenen Zellen durch ihr allmähliches Eintrocknen von der Basis zur Oberfläche immer mehr abnimmt. Dabei sollen basophile Kolloide aus dem Zellkern in das oxyphile Protoplasma diffundieren, was in den Schleimhäuten, wo ein Stratum granulosum und eine wahre Vorhornung fehlt, nicht stattfindet. Schließlich entsteht durch die Koagulation ein irreversibles Gel, was den abrupten Übergang des Stratum granulosum in das Stratum lucidum bedingt, aus dem sich durch weiteres Austrocknen das Stratum corneum bildet. Daß die Verhornung aber nicht einfach auf einem Eintrocknen, sondern vor allem auf chemischen Prozessen beruht, beweist außer den Verhornungen in feuchter Umgebung auch der sehr wechselnde Bau des Stratum corneum an verschiedenen Körperstellen. Hoepke (1924b) betont mit Recht gegenüber einer immer wieder kehrenden Anschauung, daß die Verhornung auch kein Degenerationsprozeß infolge schlechter Ernährung ist, sondern im Gegenteil durch die gute Ernährung der Epidermis durch reichliche Lymphe erst ermöglicht wird. Martinotti (1921) unterscheidet nach Grad und Ausdehnung der Hornbildung vier Verhornungstypen in der Epidermis.

Eine ins Einzelne gehende Vorstellung vom ganzen Verhornungsprozeß hat sich Unna durch Verbindung morphologischer und chemischer Untersuchungen gebildet. In Anbetracht der jüngst erschienenen zusammenfassenden Darstellung von Unna und Schumacher (1925) soll im folgenden aus den zahlreichen Abhandlungen Unnas und seiner Schüler nur das für die Entwicklung dieser Auffassung wichtige besprochen werden. Zunächst hat Unna (1897) angegeben, daß sich in der normalen Hornsubstanz weder Kernsubstanzen noch Abkömmlinge derselben finden, vielmehr wird dem Protoplasma Schwefel, Phosphor und Schwefelsäure aus den Körpersäften unter gleich-

zeitiger Reduktion zu Keratin hinzugefügt. Auf Grund von chemischen Untersuchungen mit Golodetz (1907, 1908) unterscheidet Unna (1908) nach dem Verhalten gegen rauchende Salpetersäure drei Keratine, von denen aber nur zwei in der menschlichen Epidermis vorkommen. Die wichtigste Rolle spielt das Keratin A, das von rauchender Salpetersäure nicht gelöst und nicht gelb gefärbt wird, sich überhaupt durch besondere Widerstandsfähigkeit auszeichnet und die Hülle der Oberhautzellen bildet. Dagegen färbt sich das Keratin B in rauchender Salpetersäure erst gelb und löst sich dann. Dieses kommt im Zellinhalt vor, aber relativ spärlich, da ein Teil des Protoplasmas sein Eiweiß zur Bildung des Keratohyalin verbraucht hat. Von diesen Hornsubstanzen werden noch in großer Menge lösliche Eiweißkörper, die Hornalbumosen eingeschlossen. Judin (1909) hat dann versucht, diese verschiedenen Bestandteile der Hornzellen nach vorhergehender, teilweiser Verdauung mit der Eisenchlorid-Tanninfärbung und der von Rausch verwendeten Methode darzustellen. Auf Grund dieser Befunde, weiterer an pulverisiertem Horn ausgeführter Untersuchungen mit Golodetz (1908, 1909) und der Versuche mit Millons Reagens, das die Hornsubstanzen angeblich infolge des hohen Tyrosingehaltes tief orangerot färbt, hat Unna (1909) ein Bild vom chemischen Aufbau der Epidermis entworfen. Er unterscheidet drei Arten von Hornzellen. Die A-Zellen (Albumosezellen) liegen säulenförmig oberhalb der Papillen und bestehen aus einer Membran von Keratin A und aus Hornalbumosen, die sich nach Rauschs Methode hellblau färben. Die H-Zellen dagegen, die sich im Gebiete der Falten finden, enthalten nach innen von der aus Keratin A bestehenden Membran noch eine Auskleidung aus Keratin B, die sich beide mit Rauschs Methode fleischrot färben. Die sogenannten Schweißzellen schließlich umgeben die Schweißporen und sind ausgelaugte A-Zellen, die inhaltsleere, daher auch ungefärbt bleibende Hornhülsen darstellen. Unna meint, daß die Zellen oberhalb der Papillen mehr Gewebssaft erhalten, weshalb weniger Keratin A in ihnen entsteht und mehr unverhornte Eiweißstoffe in Form von Albumosen zurückbleiben, während die Zellen zwischen den Papillen weniger Gewebssaft erhalten und daher stärker verhornen. Das Keratohyalin soll, da es sich mit einigen basischen und einigen sauren Farbstoffen färbt, ein zusammengesetzter Eiweißkörper sein; aus der einen Komponente geht das Elaidin, eine basische Eiweißsubstanz hervor, während die andere nach der diffusen Färbung mit Bests Karmin, die ein schmaler Streifen über der Körnerschicht

zeigt, ein Glykoproteid sein soll, das in der infrabasalen Hornzelle in einen sauren Eiweißkörper und Glykogen zerfällt. Aus letzterem soll auf noch unbekannte Art Ölsäure entstehen, die sich angeblich in der basalen Hornzelle neben Elaidin findet und eine Schwärzung dieser Zone mit Osmium bedingt. Da Unna über den Papillen, wo sich die A-Zellen bilden, eine viel mächtigere Keratohyalinbildung findet, meint er, daß die Scheidung der verschiedenen Hornzellen schon hierin vorgebildet ist und daß die Hornalbumosen aus dem Abbau des Keratohyalin, das Keratin B aber aus dem Spongioplasma entsteht.

Diese noch als Hypothese bezeichnete Auffassung vom Verhornungsprozeß hat in der jüngst erschienenen Darstellung von Unna und Schumacher (1925) auf Grund weiterer Untersuchungen noch manche Ergänzungen erfahren. Wie bei der Trypsinverdauung im Glas die leicht verdaulichen Aminosäuren der Hemigruppe an der Gefäßwand ausgeschieden werden, soll die Verhornung durch ein tryptisches Ferment eingeleitet werden, wobei Tyrosin, das die starke Reduktionskraft gegenüber übermangansaurem Kali etc. bedingt, Zystin, das den Schwefel enthält, der teilweise in lockere Bindung übergeführt wird und nicht für Horn chararkteristisch ist, und Tryptophan, also die leicht verdaulichen Aminosäuren der Hemigruppe, aus denen die Hornsubstanz hauptsächlich besteht, in die Außenwand der Zelle wandern und diese unter Bildung von Keratin A verstopfen, während sich der Zellinhalt in einen Albumosebrei umwandelt, der aus den schwer verdaulichen Antikomplexen besteht, die sich wie Heteralbumosen verhalten. Dagegen verhornt das spongioplastische Gerüst der Zelle durch Aufnahme von Hemikörpern ähnlich wie die Außenmembran, aber schwächer zu Keratin B. Als Nebenprodukt der Verhornung entsteht das Keratohyalin, das aus drei Eiweißkörpern bestehen soll: dem basischen Mesoplastin, das aus dem Kern stammt, dem sauren Globulin, das aus dem Kernkörperchen stammt und aus der sauren, aus dem Plasma stammenden Zytose. Die unmittelbar über den Körnerzellen liegende Schicht des Stratum lucidum enthält dann diffus verteilt ein Glykoproteid, das sich in Begleitung der Schweißporen als vertikaler Streifen auch in der darüberliegenden Hornschicht findet, hauptsächlich aber die Vorstufe der in der oberen Zellage des Stratum lucidum angeblich enthaltenen Ölsäure darstellt. Ein Gemisch von Albumosen mit fettartigen Körpern stellt das Elaidin dar. Die Ölsäure bildet teils für sich in der basalen Hornschicht und den Auskleidungszellen des Schweißporus, teils mit dem Chole-

sterin der Stachelzellen als ölsaure Ester, die übrige Hornschicht gleichmäßig in geringer Menge durchsetzend, das Eigenfett der Hornschicht. Die Folge von eiweißreichen Körnerzellen, glykogenreichen und dann ölsäurereichen Hornzellen soll den typischen Verlauf einer Zellverfettung repräsentieren.

Auf die gleichen Angaben stützt sich zum Teil auch die Darstellung des Verhornungsprozesses im Handbuch der Biochemie durch Strauss und Collier (1925). Diese meinen, daß an der Bildung der echten Keratine, die bekanntlich zu den Proteinoiden (Albumoiden) gehören, nicht eine einzelne Proteinart beteiligt sein dürfte, sondern der ganze Zellinhalt, indem durch Gruppenauslese gewisse Bausteine zum Teil aus dem Molekül heraus gelöst werden, so daß eine relative Vermehrung anderer Gruppen, wie besonders des Tyrosin und Zystin eintritt, während dann durch Bindungsauslese eine Umgruppierung der noch vorhandenen Bausteine erfolgt. Diese läßt neben die noch weiter bestehenden Polypeptidbildungen (—CO—NH—) gewisse mögliche andere Bindungsarten zwischen den Amino-, Oxy- und vermutlich den SH-Gruppen des Zystin treten, auf deren Vorhandensein dann die relative Fermentfestigkeit der Keratine zurückzuführen wäre. Aus den beim Verhornungsprozeß abgelösten Komplexen dürften unter anderem die Hornalbumosen als Einschlußprodukte hervorgehen.

Bei dem nahezu vollständigen Mangel wirklich spezifischer mikrochemischer Reaktionen für die Histochemie ist es kaum anders zu erwarten, als daß ein Versuch, aus den hauptsächlich durch Färbungen ermittelten morphologischen Veränderungen chemische Vorgänge abzuleiten, bald mit anderen Beobachtungen in Widerspruch gerät. So lassen sich auch manche Annahmen in Unnas Darstellung des Verhornungsprozesses mit den im Vorhergehenden behandelten Befunden nicht in Einklang bringen. Die Unterschiede zwischen den Zellen im Stratum corneum beruhen zum Teil auf dem wechselnden Reichtum an Fasern, die Unna überhaupt ganz unberücksichtigt läßt. Gerade die Zellen im Bereiche der Falten weisen die dichteste Faserung auf und dies führt vor allem zu den Färbungsunterschieden, die in erster Linie durch die wechselnden physikalischen Zustände bedingt werden. Dazu gehört wohl auch ein Unterschied in der Konsistenz zwischen den Zellen der Leisten und Falten, der, wie früher besprochen wurde, wegen der Erhaltung des Oberflächenreliefs angenommen werden muß. Dies läßt sich aber nicht mit Unnas Annahme einer vermehrten Hornbildung in den Zellen der Falten in Einklang bringen, die eine geringere Konsistenz aufweisen müssen, da sonst aus den

Furchen infolge verminderter Abnützung Vorragungen würden. Inwieweit mit diesen Unterschieden auch chemische verbunden sind, kann wohl noch nicht entschieden werden. Lassen sich aber aus den Färbungen überhaupt nicht ohne weiteres Schlüsse auf den chemischen Aufbau ziehen, so kann eine Auswertung der mit Rauschs Methode erhaltenen Bilder im Sinne Unnas wohl kaum das Richtige treffen, da diese, wie gezeigt wurde, teilweise Kunstprodukte darstellen. Ebenso unsicher sind aber auch die Angaben über den Gehalt der Epidermis an Glykogen oder Glykoproteiden und an Fetten, da auch die hierfür gebräuchlichen Reaktionen, wie eingangs begründet wurde, nicht ohne weiteres spezifisch sind, sondern zur Bestätigung verschiedener Kontrollversuche bedürfen. Bezüglich des Fettgehaltes hat schon Merk (1899) gegenüber Unna festgestellt, daß selbst vollkommen entfettete Hautschnitte mit Osmium eine Bräunung, aber auch frische keine Schwärzung zeigen, und mit Recht betont Merk, daß dies nicht als eine Fettreaktion betrachtet werden kann. Dagegen hat Weidenreich (1901) zwar auch gegen Unnas Methode Stellung genommen, aber doch die Schwärzung des Stratum corneum auf Fett bezogen. Wie ich bereits festgestellt habe, können die von vornherein sehr unvollkommen erscheinenden Reaktionen auf Glykogen und auf Fett in der Epidermis der von mir untersuchten Hautstellen infolge negativen Ausfalles aller Kontrollversuche nicht auf diese oder verwandte Körper bezogen werden, womit ein Teil von Unnas Hypothese unhaltbar wird. Die allmähliche Entwicklung der Hornzelle in der Epidermis kann nicht als Zellverfettung betrachtet werden.

Trotzdem ist der Verhornungsprozeß nicht ohne Grund mit der holokrinen Sekretion in den Talgdrüsen verglichen worden. Ein besonders interessantes Bindeglied zwischen beiden Entwicklungsformen hat jüngst Schaffer (1925) in der Auskleidung des Präputialsackes vom Wiesel gefunden. Diese stellt eine in die Tiefe versenkte, abgeänderte Hautoberfläche dar, welche die sekretorische Funktion übernommen hat und durch Buchtungen und Läppchenbildungen eine große Ähnlichkeit mit den echten Talgdrüsen erkennen läßt, ohne daß es aber, wenigstens bei Tieren, die im Herbst erlegt wurden, zu einer Verfettung der abgestoßenen Zellen kommt. In chemischer Hinsicht kann man somit an geschichteten Pflasterepithelien drei Differenzierungen mit Zwischenformen unterscheiden, nämlich Fettbildung bei der holokrinen Sekretion der Talgdrüsen, Glykogenbildung in verschiedenen Schleimhäuten, und Hornbildung meist mit Keratohyalin und seinen Abkömmlingen als Nebenprodukt in der Epidermis.

XIV. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die verschiedenen Fasern des Korium bilden unter der Epidermis ein dichtes Geflecht mit spitzen Fortsätzen, die zwischen solche der basalen Zylinderzellen aber nie in diese und auch nicht weiter zwischen die Epithelzellen eindringen. Sie werden durch die überall im Bindegewebe vorhandene Grundsubstanz zu einer Masse verbunden, die einen vollkommenen Abguß der unteren Epidermisfläche bildet und mit dieser durch eine wenigstens vorwiegend vom Epithel stammende Kittsubstanz verbunden ist. Diese ist meist nur in Spuren vorhanden, kann aber im Haarbalg durch reichliches Auftreten zu einer Basalmembran werden.

Die Zellen der Epidermis werden zunächst nur durch eine dünne Exoplasmaschicht begrenzt, die sich nach oben allmählich zu einer selbständigen Membran verdichtet und allein verhornt, aber von Poren unterbrochen ist, die den Interzellularbrücken entsprechen.

Das Stratum germinativum der Epidermis enthält ein Saftlückensystem, das an dessen oberer Grenze endet und mit den Schweißdrüsen-Ausführungsgängen nicht zusammenhängt. Es enthält eine Interzellularflüssigkeit die unter einem beträchtlichen Druck steht.

Zwischen den Spalten bleiben plasmatische Verbindungen der Zellen erhalten, die sich mit den wechselnden mechanischen Verhältnissen in verschiedener Ausbildung bis an die Oberfläche finden. Diese Interzellularbrücken bestehen aus zwei zu jeder Zelle gehörigen Hälften und enthalten oberhalb des Stratum cylindricum zur Verstärkung überall Fasern.

Die Brückenknötchen sind Verdickungen der Kittsubstanz zwischen den beiden Brückenhälften und finden sich oberhalb des Stratum cylindricum überall, zeigen aber in ihrer Ausbildung eine Abhängigkeit von den mechanischen Verhältnissen. Sie können weder als Querschnitte noch als Kreuzungspunkte von Fasern betrachtet werden.

Die Spiralfaseren sind innerhalb der ganzen Zellen, nicht nur im Exoplasma, liegende Protoplasmafasern, die mit den mesenchymalen in keiner kontinuierlichen Verbindung stehen, in den Wurzelfüßchen beginnen, sich oft durch mehrere Zellen fortsetzen und schließlich in die übrige Faserung übergehen. Die Ebertschen Stränge bei den Amphibienlarven dürften verstärkte ähnliche Bildungen darstellen. Die Epithelfasern bilden keine Körbe um die Kerne, sondern verlaufen teils tangential, teils mehr oder weniger diagonal in den Zellen und werden durch die Knötchen in den Brücken mit solchen der Nachbarzellen verbunden. Sie zerfallen im Stratum granulosum zu Kerato-

hyalin und werden dann in eine neue Faserung verwandelt, die teilweise schon im Stratum lucidum, vollkommen aber erst beim Übergang in das Stratum corneum hervortritt und in ihrem Verlauf und dem Verhalten gegen Verdauungsfermente und Farbstoffe Veränderungen zeigt. Die Fasern dienen dem inneren Zusammenhalt der Zellen untereinander, wie auch der Festigung der ganzen Epidermis gegen äußere und innere Spannungen und bilden daher ein der Oberflächengestaltung angepaßtes Trajektoriensystem.

Im Vergleich zur der reichlichen Abstoßung von Zellen an der Oberfläche kommen in den basalen Lagen nur spärliche Mitosen vor. Daneben dürfte aber eine beträchtliche amitotische Zellvermehrung besonders in den oberen Schichten des Stratum spinosum stattfinden, wie Kernzerschnürungen und auch Zellteilungen zeigen. Die im Stratum lucidum geschrumpften Kerne bleiben im Stratum corneum als runde ungefärbte Gebilde erhalten.

Der von Ranvier stammende Namen Eleidin sollte sprachlich richtiger Elaidin geschrieben und nur für die allerdings auch kein wirkliches Öl darstellende Substanz des Stratum lucidum verwendet werden. Ihre körnige Vorstufe im Stratum granulosum zeigt manche Unterschiede und wird am besten mit dem etwas später von Waldeyer geprägten Namen Keratohyalin bezeichnet, das zwar zum Keratin in keiner Beziehung steht, aber nur bei Verhornungsprozessen vorkommt. Es stammt nicht aus den Zellkernen, sondern aus den zerfallenden Fasern, doch werden die Körner durch Hinzutritt anderer Substanzen vergrößert und dann zu Elaidin verflüssigt, um schließlich mit dem übrigen Zellinhalt größtenteils in der neugebildeten Faserung des Stratum corneum aufzugehen. Trotz mancher Analogie des Keratohyalins mit der Ablagerung von Glykogen läßt sich weder solches noch Fett bei diesen chemischen Vorgängen nachweisen. Diese erfahren durch Kochsalz und Säuren scheinbar eine Beschleunigung. In ähnlicher Weise dürften sie durch den Schweiß beeinflußt werden, der wahrscheinlich bei der Volumszunahme der Zellen im Stratum corneum eine besondere Rolle spielt.

Die Hornzellen zeigen im Stratum corneum eine wechselnde Beschaffenheit, die auch in verschiedener Färbung zum Ausdruck kommt. Sie beruht zunächst auf einer verschiedenen Dichtigkeit der Faserung und verschwindet mit deren Quellung durch Natronlauge. Aber auch Konsistenz und Verhornung der Zellen dürften besonders in den Falten und Leisten Unterschiede aufweisen, was besonders zur Erhaltung des Oberflächenreliefs beiträgt.

Körnungen nach Art von ERNSTS Keratingranulis und des von RAUSCH beschriebenen Oberflächenreliefs der Hornzellen beruhen größtenteils auf Niederschlägen und kommen in der normalen menschlichen Epidermis nicht vor.

Aus diesen Feststellungen ergeben sich Widersprüche zu UNNAS Darstellung des Verhornungsprozezses und insbesondere kann die normale Verhornung der Epidermiszellen nicht als Zellverfettung betrachtet werden.

Mondsee, den 19. September 1925.

Nachtrag.

Während der Drucklegung der vorliegenden Arbeit ist im 3. Bande dieser Zeitschrift von V. SCHMIDT eine Abhandlung über die Histogenese des Hufes bei Schweineembryonen erschienen, in die ich durch die besondere Liebenswürdigkeit von Herrn Professor STIEVE Einblick erhielt. Trotzdem es sich um ein anderes Objekt handelt, sei doch darauf hingewiesen, daß dieser Autor ebenfalls amitotische Kernteilungen in der Epidermis festgestellt hat und im Gegensatz zu STUDNIČKA kein Ento- und Ektoplasma unterscheiden, wie auch ROSENSTADTS Angaben über den Bau der Fasern nicht beistimmen kann. Gegenüber FRIEBOES hebt V. SCHMIDT hervor, daß dieser in der embryonalen Epidermis gar nicht die äußerst feinen Protoplasmafasern sondern nur die verdichteten Oberflächenschichten benachbarter Territorien gesehen hat. Auch von der Anwesenheit mesenchymaler Zellen in der Epidermis und von einer direkten Vereinigung der Epithelfasern mit jenen des Mesenchyms konnte er sich nicht überzeugen, meint aber, daß beide sich verflechten. Auch dies trifft aber für die menschliche Epidermis nicht zu, und wenn V. SCHMIDT meint, daß die Epidermis wegen der Zellverbindungen ein Plasmodium darstellt, und daß die Interzellularlücken nicht mit Nahrungsflüssigkeit gefüllt sondern ein Teil des ursprünglichen Protoplasmas sind, durch das die Fasern in den tieferen Lagen auch ohne Vermittlung von Brücken hindurchziehen sollen, so gelten hiergegen wohl dieselben Einwände, die ich hinsichtlich der menschlichen Epidermis geltend gemacht habe.

Schriftenverzeichnis.

ADLER, N., Die Struktur der Oberhaut und der Verhornungsprozeß nach der Forschung der letzten 20 Jahre. Arbeiten aus Dr. Unnas Klinik für Hautkrankheiten in Hamburg, 1909.

ANITSCHKOW, N., Zur Lehre der feinsten Strukturen der epidermalen Zellen der menschlichen Haut im normalen und pathologischen Zustand. Frankf. Zeitschr. f. Pathol., Bd. 6. 1911.

APOLANT, H., Über den Verhornungsprozeß. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57 1901.

ARGAUD, R., Sur les filaments D'Herxheimer. Compt. rend. d. la soc. de biol. Paris, T. 77, 1914.

BEHN, Studien über die Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892.

BENEKE, Über eine Modifikation des Weigertschen Fibrinfärbeverfahrens. Anat. Anz., Bd. 8, 1893. Ergänzungsh.

—— Über die Epithelfasern der Oberhaut. Tagbl. d. 66. Vers. deutscher Naturf. u. Ärzte, Wien, 1894.

BENNINGHOFF, A., Zur Kenntnis und Bedeutung der Amitose und amitoseähnlicher Vorgänge. Sitzungsber. d. Ges. z. Förder. d. ges. Naturwissensch., Marburg, 1922.

v. BERGMANN, G., Das Relief von Rausch im Lichte der neuen Hornforschungen betrachtet. Monatsschr. f. prakt. Dermatol., Bd. 49, 1909.

BIZZOZERO, G., Über den Bau der geschichteten Plattenepithelien. Untersuchungen z. Lehre d. Menschen u. d. Tiere, v. J. Moleschott, Bd. 9, und Rendi conti del R. Istituto Lombardo, Vol. 3, 1870.

—— Über den Bau der geschichteten Pflasterepithelien. Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Histol., Bd. 2, 1885.

BLASCHKO, Über den Verhornungsprozeß. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1889.

BORN, S., Zur Frage der epidermalen Basalmembran. Dermatol. Zeitschr., Bd. 34, 1921.

BRANCA, A., Recherches sur la Kératinisation. Journ. de l'anat., Bd. 43, 1907.

BRÜCK, A., Die Muskulatur von Anodonta cellensis Schröter. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 110, 1914.

BUSACCA, A., Über das Verhalten der sogenannten Basalmembran als Bindemittel zwischen Epidermis und Kutis. Arch. f. Dermatol., Bd. 141, 1922.

BUZZI, F., Über Eleidin. Monatsschr. f. prakt. Dermatol., Bd. 23, 1896.

CAJAL, RAMON Y, Contribution à l'étude des cellules anastomosées des épithéliums pavimenteux stratifiés. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Histol., Bd. 3, 1886.

CILIANO, Eleidin. Monatsschr. f. prakt. Dermatol., 1908.

DREYSEL, M., und OPPLER, P., Beiträge zur Kenntnis des Eleidins in normaler und pathologisch veränderter Haut. Arch. f. Dermat. u. Syphil., Bd. 30, 1895.

v. EBNER, V., Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen. Leipzig 1882.

—— Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1896.

—— Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-nat. Kl., Bd. 115, 3. Abt., 1906.

EDDOWES, P., Über die Natur der Herxheimerschen Spiralen der Oberhaut. Monatsschr. f. prakt. Dermat., Bd. 11, 1890.

EHRMANN, S., Über die Herxheimerschen Fasern in der Epidermis. Arch. f. Dermat. u. Syph. Bd. 24. Ergänzungsh. 1892.

—— Zur Epithelfaserfrage. Monatsschr. f. prakt. Derm., Bd. 24, 1897.

ERNST, P., Über die Beziehungen des Keratohyalins zum Hyalin. Arch. f. path. Anat., Bd. 130, 1892.

—— Ein verhornender Plattenepithelkrebs des Bronchus: Metaplasie oder Aberration? Beitr. z. path. Anat., Bd. 20, 1896 a.

—— Studien über normale Verhornung mit Hilfe der Gramschen Methode. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47, 1896 b.

—— Studien über pathalogische Verhornung mit Hilfe der Gramschen Methode. Beitr. z. path. Anat., Bd. 21, 1897.

—— Die Keratingranula. Zentralbl. f. allg. Path. u. pathol. Anat., Bd. 9, 1898.

FAVRE, M., et REGAUD, CL., Sur la nature des fibres d'Herxheimer ou filaments basaux de l'épiderme. Lyon medical. 1910.

FEULGEN, R., und ROSSENBECK, H., Mikroskopisch-chemischer Nachweis einer Nukleinsäure vom Typus der Thymonukleinsäure und die darauf beruhende elektive Färbung von Zellkernen in mikroskopischen Präparaten. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 135, 1924.

FEULGEN, R., und VOIT, K., Über den Mechanismus der Nuklealfärbung. 1. Mitt. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 135, 1924.

FICK, J., Über metachromatische Färbung des Keratohyalins durch Cresylechtviolett. Zentralbl. f. allg. Path., Bd. 13, 1902.

FLEMMING, W., Über Interzellularlücken des Epithels und ihren Inhalt. Anat. Heft, Bd 6, 1895.

FOÀ, C. Über die feinere Struktur der geschichteten Pflasterepithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25, 1900.

FRIEBOES, W., Beiträge zur Anatomie und Biologie der Haut, II. Derm. Zeitschr., Bd. 31, 1920.

—— —— III. Derm. Zeitschr., Bd. 32, 1920.

—— —— V. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 61, 1921.

—— —— VII. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 136, 1921.

—— —— VIII. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 139, 1921.

—— —— IX. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 140, 1922.

—— —— X. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd 140, 1922.

—— —— XI. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 68, 1923.

—— Entgegnung gegen die Arbeit von W. J. Schmidt in Derm. Zeitschr., Bd. 36. Derm. Zeitschr., Bd. 36, 1922.

GARTEN, Die Interzellularbrücken der Epithelien und ihre Funktion. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1895/96, Physiol. Abt.

GURWITSCH, A., Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena 1913

HANSEMANN, D., Über Zellteilung in der menschlichen Epidermis. Festschrift f. R. Virchow, 1891.

HEIDENHAIN, M., Plasma und Zelle. I. In Handb. d. Anat. d. Mensch. v. Bardeleben. Jena 1907.

—— Plasma und Zelle. II. Ebenda, 1911.

HENLE, A., Das plasmatische Canalsystem des Stratum mucosum geschichteter Epithelien. Nachr. d. königl. Ges. d. Wiss. in Göttingen, 1887.

VAN HERWERDEN, M. A., Einige Bemerkungen über das mikroskopische Bild der lebenden Zelle. Anat. Anz., Bd. 59, 1924.

HERXHEIMER, K., Über eigentümliche Fasern in der Epidermis und im Epithel gewisser Schleimhäute. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 21, 1889.

—— Über die Struktur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 53, 1899a.

—— Nachtrag und Berichtigung meiner Arbeit »Über die Struktur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle«. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54, 1899b.

—— Über die epidermale Basalmembran. Derm. Zeitschr., Bd. 23, 1916.

HERXHEIMER, K., und MÜLLER, H., Über die Bedeutung der sogenannten Epidermisspiralen. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 36, 1896.

HERXHEIMER, K., und NATHAN, E., Über Herkunft und Entstehungsart des Keratohyalins. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 123, 1916.

HOEPKE, H., Die Epithelfasern der Haut und ihre Verbindung mit dem Korium. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 25, 1924a.

—— Epithelfasern und Basalmembran. Anat. Anz., Bd. 58, 1924b, Ergänzh.

—— Der Aufbau des Epithels im spitzen Kondylom. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 75, 1925.

HOMMA, Über die Gitterfasern in normaler menschlicher Haut. Wien. klin. Wochenschr. 1922.

IDE, M., La membrane des cellules du corps muqueux de Malpighii. La Cellule, Tome 4, 1888.

JOSEPH, H., Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems. Arb. aus d. zool. Inst. in Wien., Teil XVII, 1902.

JUDIN, Die Anordnung der Bestandteile in der Hornzelle. Monatsh. f. prakt. Derm., Bd. 49, 1909.

KEY, AXEL, und RETZIUS, G., Zur Kenntnis der Saftbahnen in der Haut des Menschen. Retzius, Biol. Unters. 1881.

KOGOJ, FR., Über die Art der Verbindung zwischen Epidermis und Kutis. Derm. Zeitschr., Bd. 39, 1923.

KOLOSSOW, Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien und die erhaltenen Resultate. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52, 1898.

KRAUSE, in: Wagners Handwörterbuch d. Physiologie, Bd. 2, S. 119, 1844.

KRAUSS, F., Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Kutis bei Sauriern und Krokodilen. Arch f. mikr. Anat., Bd. 67, 1905.

KREIBICH, C., Keratohyalin. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 121, 1915.
—— Bau der Epidermis. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 141, 1922.
KRIEG, Zur Theorie des geschichteten Plattenepithels. Anat. Anz., Bd. 55, 1922, Ergänzh.
KROMAYER, E., Über die Deutung der von Herxheimer im Epithel beschriebenen Fasern. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 22, 1890a.
—— Zur pathologischen Anatomie der Psoriasis nebst einigen Bemerkungen über den normalen Verhornungsprozeß und die Struktur der Stachelzellen. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 22, 1890b.
—— Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892.
—— Einige epitheliale Gebilde in neuer Auffassung. Derm. Zeitschr. Bd. 4, 1897a.
—— Zur Epithelfaserfrage. Monatsh. f. prakt. Derm., Bd. 24, 1897b.
—— Was sind die Ernstschen Keratingranula? Zentralbl. f. allg. Path., Bd. 9, 1898.
—— Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 8, 1899.
KYRLE, J., Vorlesungen über Histo-Biologie der menschlichen Haut und ihre Erkrankungen. Wien 1925.
MAC LEOD, J. M. H., Beiträge zur Kenntnis des Baues der normalen Hornzellen mit besonderer Berücksichtigung der Ernstschen »Keratingranula«. Monatsh. f. prakt. Derm., Bd. 28, 1899.
LAGUESSE, E. Sur la membrane vitrée basale sousépidermique. Compt. rend. de la soc. de biol. T. 82, 1919.
MARTINOTTI, L., Ricerche sulla fine struttura dell'epidermide umana normale in rapporto alla sua funzione eleidocheratinica. I. Anat. Anz., Bd. 46, 1914.
—— —— II. Arch. f. Zellforsch., Bd. 12, 1915.
—— —— III. Arch. f. Zellforsch., Bd. 13, 1915.
—— —— IV. Arch. f. Zellforsch., Bd. 15, 1921.
MERK, L., Experimentelles zur Biologie der menschlichen Haut. I. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl., Bd. 108, Abt. 3, 1899.
—— Über den Bau der menschlichen Hornzelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900a.
—— Zur Frage der Blasenbildung in der Haut. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 53, 1900b.
—— Die Verbindung menschlicher Epidermiszellen unter sich und mit dem Korium. Monatsh. f. prakt. Derm., Bd. 38, 1904.
MERKEL, FR., Die Verbindungen der Epithelzellen unter sich. Deutsche med. Wochenschr. 1904.
—— Epithelium. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklg. Bd. 18, 1908.
MERTSCHING, Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. Arch. f. path. Anat., Bd. 116, 1889.
MEURMAN, Y., Über die Entwicklung der Epidermisfibrillen in der menschlichen Sohlenhaut. Anat. Heft. Bd. 45, 1912.
v. MÖLLENDORFF, W. — STÖHR, PH., Lehrbuch der Histologie. Jena 1922.

De Moulin, F., Der Verhornungsprozeß der Haut und der Hautderivate. Anat. Anz., Bd. 56, 1923.
—— Die Struktur der lebenden Zelle. Anat. Anz., Bd. 60, 1925.
Münzer, F. Th., Über die Zweikernigkeit der Leberzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech., Bd. 98, 1923.
—— Experimentelle Studien über die Zweikernigkeit der Leberzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech., Bd 104, 1925.
Passini, A., Sulla struttura della epidermide allo stato normale e pathologico, con speciale riguardo alla sua filamentazione. Dermatol. Studien, Bd. 20, 1910.
Patzelt, V., Über die menschliche Epiglottis und die Entwicklung des Epithels in den Nachbargebieten. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 70, 1923.
—— Zellen, Gewebe, Fasern und die Spezifität der Keimblätter. Zeitschrift f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 3, 1925.
Peter, K., Über die Beziehungen der indirekten Zellteilung zur Zelltätigkeit. Anat. Anz., Bd. 58, 1924a.
—— Die Dauer der indirekten Kernteilung bei Amphibien. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., Bd. 24, 1924b.
Petersen, H., Histologie und mikroskopische Anatomie. 1.—3. Abschn. München 1922—24.
Polverini, G., Contributo allo studio dei ponti intercellulari nello strato del Malpighi della cute umana. Sperimentale, Anno 58, 1904.
Posner, Untersuchungen über Schleimhautverhornung. Arch. f. path. Anat., Bd. 118, 1889.
Prénant, A., Traité d'Histologie. Paris 1911.
Rabl, H., Über Verhornung. Anat. Anz., 1896a, Ergänzungsheft.
—— Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde mit besonderer Rücksicht auf die Verhornung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, 1896b.
—— Bleiben die Protoplasmafasern in der Körnerschichte der Oberhaut erhalten? Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 41, 1897a.
—— Haut. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 7, 1897b.
—— Histologie der normalen Haut des Menschen. Mračeks Handb. d. Hautkrankh. Wien 1901.
Ranvier, Nouvelles recherches sur la mode d'union des cellules du corps muqueux de Malpighi. Compt. rend. de l'Acad. de scienc., Tome 89, 1879a.
—— Sur une substance nouvelle de l'épiderme et sur le processus de Kératinisation du revêtment epidermique. Compt. rend. de l'Acad. de scienc., Tome 89, 1897b.
—— Sur la structure des cellules du corps muqueux de Malpighi. Compt. rend. de l'Acad. de scienc., Tome 95, 1882.
—— Histologie de la peau. Arch. d'anat. microsc., Tome 3, 1899.
Rausch, H., Tinktorielle Verschiedenheiten und Relief der Hornzellen. Monatsschr. f. prakt. Derm., Bd. 24, 1879.
Reinke, Fr., Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894.
—— Über die Beziehungen der Wanderzellen zu den Zellbrücken, Zelllücken und Trophospongien. Anat. Anz., Bd. 28, 1906.

RENAUT, J., Sur l'évolution épidermique et l'évolution cornée des cellules du corps muqueux de Malpighi. Compt. rend. de l'Acad. de scienc., Tome 95, 1887.
—— Traité d'Histologie pratique. Paris 1897.
RETTERER, ED., Structure et évolution du tégument externe. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., Année 40, 1904.
ROHDE, E., Histogenetische Untersuchungen. I. Breslau 1908.
—— Zelle und Gewebe in neuem Licht. Vortr. u. Aufs. üb. Entwicklungsmech. Heft 20, 1914.
ROMEIS, B., Taschenbuch der mikroskopischen Technik. München-Berlin 1924.
ROSENSTADT, B., Über die Protoplasmafasern in den Epidermiszellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75, 1910.
—— Zellstudien. I. Bau der Epidermiszelle. Anat. Anz., Bd. 50, 1917.
SAGUCHI, S., Über Mitochondrien (Chondriokonten) und mitochondriale Stränge (= sog. Ebertsche intrazelluläre Gebilde) in den Epidermiszellen der Anurenlarven nebst Bemerkungen über die Frage der Epidermis-Cutisgrenze. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 83, 1913.
SCHAFFER, J., Veränderungen an Gewebselementen durch einseitige Wirkung der Fixierungsflüssigkeit und Allgemeines über Fixierung. Anat. Anz., Bd. 51, 1918.
—— Lehrbuch der Histologie und Histogenese. 2. Aufl. Leipzig 1922.
—— Neue Drüsentypen. Anat. Anz., Bd. 57, 1923, Ergänzungsheft.
—— Zur Kenntnis der Hautdrüsen bei den Säugetieren und bei Myxine. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 76, 1925.
SCHMIDT, W. J., Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen (bei Emyda granosa) mit polarisiertem Licht. Arch. f. Zellforsch., Bd. 16, 1921.
—— Walter Frieboes' Anschauungen über den Aufbau der Epidermis im Lichte vergleichend histologischer Betrachtungen. Dermat. Zeitschr., Bd. 36, 1922.
—— Zu Walter Frieboes' Entgegnung. Derm. Zeitschr., Bd. 36, 1922.
—— Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Licht. Bonn 1924.
SCHMORL, G., Die pathologisch-histologischen Untersuchungsmethoden. 7. Aufl. Leipzig 1914.
SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
SCHRIDDE, H., Die Protoplasmafasern der menschlichen Epidermis. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, 1905.
—— Über die Basalmembran der menschlichen Epidermis. Sitzber. d. naturw. Ges. Marburg 1906.
SCHÜTZ, J., Über den Nachweis eines Zusammenhanges der Epithelien mit dem darunter liegenden Bindegewebe in der Haut des Menschen. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 36, 1896.
SCHUBERG, AUG., Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 74, 1903.
—— Untersuchungen über Zellverbindungen. II. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 87, 1907a.
—— Über Zellverbindungen. Anat. Anz., 1907b, Ergänzungsheft.

v. SCHUMACHER, S., Histologische Untersuchungen der äußeren Haut eines neugeborenen Hippopotamus amphibius L. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-nal. Kl., Bd. 94, 1918.

SEMON, R., Die Fußsohle des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, 1913.

SHAPIRO, B., On the Epithelial Fibres in the Skin of Mammals. Quart. Journ. micr. sc., Bd. 68, 1924.

STRAUSS, E., und Collier, W. A., Spezielle Chemie der Proteine. Handb. d. Biochemie, II. Aufl., Bd. I., Jena 1924.

STUDNIČKA, F. K., Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anat. Heft, Bd. 39, 1909.

—— Die Plasmodesmen und die Zytodesmen. Anat. Anz., Bd. 40, 1912.

—— Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Zellverbindungen (Cytodesmen) und der netzartigen (gerüstartigen) Grundsubstanzen Anat. Anz. Bd. 48, 1915.

v. SZILY, AU., Über das Entstehen eines fibrillären Stützgewebes im Embryo und dessen Verhältnis zur Glaskörperfrage. Anat. Heft., Bd. 35, 1908.

THURINGER, J. M., Regeneration of stratified squamousepithelium. Anat. Rec., Bd. 28, 1924.

TRÝB, A., Über eine seltene Erkrankung der Haut mit Schleimanhäufungen. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 143, 1923.

UNNA jr., K., Die Membranen der Stachelzellen. Derm. Studien, Bd. 20, 1910.

UNNA, P. G., Beiträge zur Histologie und Entwickelungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12, 1876.

—— Über das Keratohyalin und seine Bedeutung für den Verhornungsprozeß. Monatsh. f. prakt. Derm., Bd. 1, 1882.

—— Keratohyalin. Monatsh. f. prakt. Derm., Bd. 20, 1895.

—— Über das Wesen der normalen und pathologischen Verhornung. Monatsh. f. prakt. Derm., Bd. 24, 1897.

—— Eine neue Darstellung der Epithelfasern und die Membran der Stachelzellen. Monatsh. f. prakt. Derm., Bd. 37, 1903.

—— Über die Zusammensetzung und die Bedeutung der Hornsubstanzen. Arbeit. aus Dr. Unnas Klinik f. Hautkrankh. Hamburg 1908.

—— Über Verhornung. Ebenda 1909.

—— Die Bedeutung der Hornschicht. Med. Klinik, Jahrg. 16, 1920.

—— Zur feineren Anatomie der Haut. II. Berlin. klin. Wochenschr., 1921.

UNNA, P. G., und GOLODETZ, Neue Studien über die Hornsubstanz. 1. und 2. Teil. Monatsh. f. prakt. Derm., 1907 und 1908.

—— Zur Chemie der Haut. I., II., III. und IV. Teil. Monatsh. f. prakt. Derm., 1908 und 1909.

UNNA, P. G., und SCHUMACHER, J., Lebensvorgänge in der Haut der Menschen und der Tiere. Leipzig-Wien 1925.

WALDEYER, W., Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn. Beiträge zur Anat. u. Embryol. als Festgabe J. Henle. Bonn 1882.

WEIDENREICH, F., Über Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900.

—— Weitere Mitteilungen über den Bau der Hornschicht der menschlichen Epidermis und ihren sogenannten Fettgehalt. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57, 1901.

WELTI, M., Über die morphologischen Beziehungen zwischen Epidermis und subepithelialem Stratum. Arch f. Derm. u. Syph., Bd. 146, 1924.

WILE, Das Eleidin der basalen und superbasalen Hornschicht. Monatsh. f. prakt. Derm., 1909.

ZANDER, R., Der Bau der menschlichen Epidermis. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1888.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 4.

Abb. 10 und 11. Sohlenhaut vom erwachsenen Mann nach Amputation mit Formol durchspült. Ungefärbte Gefrierschnitte zwischen gekreuzten Nikols über einem Gypsplättchen Rot I. Ordnung. *PP* und *AA* Richtungen der Polarisationsebenen des Polarisators und Analysators, *MM* Richtung der ersten Mittellinie der Gypsplatte (Additionsrichtung).

Abb. 10. Querschnitt senkrecht zu den Drüsenleisten. Starke positive Anisotropie des Stratum lucidum (gelb) und der Epithelfasern, die innerhalb des Stratum corneum in den Falten vorwiegend senkrecht (blau), in den Leisten vorwiegend parallel (gelb) zur Oberfläche verlaufen. Vergr. 36 fach.

Abb. 11. Flachschnitt durch das Stratum corneum. Faserung in den Falten parallel (blau) zu diesen, in den Leisten senkrecht (gelb) verlaufend; negative Kreuze an Stelle der Schweißdrüsengänge. Vergr. 47 fach.



(Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Halle a. S.)

Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen.

V. Weitere Untersuchungen und Versuche an männlichen und weiblichen Gänsen sowie an Haushähnen.

Ein Beitrag zum Einfluß der Haustierwerdung (Domestikation) auf die Geschlechtstätigkeit und die Vermehrung der Arten, nebst weiteren Beobachtungen über das Zwischengewebe.

Von

H. Stieve.

Mit 60 Textfiguren und 2 Abbildungen auf Tafel 5.

(Eingegangen am 1. Oktober 1925.)

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Einleitung 464
B. Die Befunde 465
1. Weitere Mastversuche an männlichen Gänsen 465
a) Die Wirkung der Mast in der Zeit der Geschlechtsruhe 465
b) Die Wirkung der Mast in der Vorbrunst 474
c) Die Wirkung der Mast in der Hochbrunst 479
d) Die Wirkung von Mast oder Hunger 487
e) Zusammenfassung der Ergebnisse der Mastversuche an männlichen Gänsen 493
f) Das Zwischengewebe 497
α) Die gewöhnlichen Veränderungen im Verlaufe der Entwicklungsvorgänge 497
β) Das Verhalten bei den Versuchstieren 508
γ) Zusammenfassung der Befunde über die Zwischenzellen 519
2. Das Verhalten weiblicher Gänse 521
a) Die gewöhnlichen Veränderungen im Bau des Eierstockes 521
b) Das Verhalten der Eierstöcke während der Mast . . . 530
3. Das Verhalten der Haushähne 539
a) Die gewöhnlichen Veränderungen der Hoden im Verlaufe eines Jahres 539

b) Die Angaben Cenis über den Einfluß der Sehzentren auf die Hodentätigkeit 552
c) Eigene Versuche über den Einfluß der Sehkraft auf die Hodentätigkeit 555
d) Das Verhalten der Hoden bei geschlechtsreifen Hähnen, die keine Gelegenheit hatten, den Geschlechtstrieb zu befriedigen 556
e) Der Einfluß des Gefangenlebens auf die Hoden junger, wachsender Hähne 559
f) Die Zwischenzellen 574
α) Die gewöhnlichen Veränderungen im Verlaufe der Entwicklungsvorgänge 574
β) Das Verhalten bei den Versuchstieren 585
γ) Zusammenfassung der Befunde über die Zwischenzellen 592
C. Zusammenfassende Besprechung der Befunde 603
Erwähnte Arbeiten 620
Erklärung der Abbildungen auf Tafel 5 624

A. Einleitung.

Im folgenden werde ich eine Reihe von verschiedenen Versuchen beschreiben, die ich während der letzten vier Jahre ausgeführt habe, alle in der Absicht, die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen zu prüfen. Die vorliegende Arbeit soll zunächst den Abschluß einer längeren Reihe von Untersuchungen bilden, die ich vor nunmehr 12 Jahren als junger Anfänger in der Anatomie begonnen hatte, angeregt durch meinen hochverehrten Lehrer Johannes Rückert. Ich sollte auf seinen Rat hin eigentlich die Eientwicklung des Haushuhnes untersuchen und dabei die Gegensätze klären, die sich zwischen den Angaben von Loyez (1905/06) und Sonnenbrodt (1908) fanden. Um die Eiablage genau überwachen zu können, hielt ich die Hühner zum Teil im Stall der Anatomie zu München in engen Käfigen, mußte dabei aber, zuerst sehr zu meinem Leidwesen, die Feststellung machen, daß die Hühner in solcher Umgebung aufhören zu legen; eine Beobachtung, über die sich wohl niemand gewundert hätte, der in der Geflügelzucht Bescheid wußte. Ich ging nun der anatomischen Grundlage dieser Erscheinung nach und suchte zunächst überhaupt die äußeren Einflüsse kennen zu lernen, welche die Eiablage beim Haushuhn beeinflussen. Indem ich meine Versuche ausdehnte, untersuchte ich Hühner und Hähne, dann Molche, schließlich Mäuse und alle möglichen anderen Nagetiere, teils in der Freiheit, teils in der Gefangenschaft unter mehr oder weniger stark abgeänderten Bedingungen, weiterhin beobachtete ich Hausgänse und endlich kehrte ich, angeregt durch einen Angriff, den

CENI (1922) gegen meine Ausführungen richtete, wieder zu meiner »ersten Liebe«, den Haushühnern, zurück.

Durch den Aufenthalt im Felde, den Dienst bei der Reichswehr und mehrere Umzüge wurden meine Arbeiten häufig für längere Zeit unterbrochen. Wenn ich jetzt versuche einen vorläufigen Abschluß zu erreichen, so geschieht dies einerseits deshalb, weil mich Untersuchungen anderer Art wohl für längere Zeit in Anspruch nehmen werden, vor allem aber auch deshalb, weil ich in einigen wichtigen Punkten, über die meine Versuche Aufschluß geben sollten, jetzt klar zu sehen glaube und mir in dieser Hinsicht auch durch lang fortgesetzte Versuche keine weitere Klärung mehr erwarten kann.

Bei meinen Arbeiten mußte ich neben dem ursprünglichen Hauptpunkt, nämlich der Absicht den Einfluß der Umgebung auf die Keimdrüsen und damit die Fortpflanzungstätigkeit zu prüfen auch andere Fragen berücksichtigen, so besonders die Bedeutung der Zwischenzellen und auch Vererbungsvorgänge. Gerade die Beschäftigung mit Vererbungsfragen zog mich besonders stark an, handelt es sich bei ihnen doch um ein viel beackertes und viel umstrittenes, dabei auch praktisch wichtiges Gebiet und häufig genug mußte ich gerade hier an die Arbeiten und Ausführungen von RUDOLF FICK anknüpfen. Im Anschluß an einige Meinungsverschiedenheiten über die Deutung mancher Befunde bin ich mit ihm in Briefwechsel getreten, die Anatomenversammlungen und andere Zusammenkünfte gaben reichlich Gelegenheit zu mündlicher Aussprache über die schwebenden Fragen.

Noch weit mehr als durch das Lesen seiner Arbeiten, habe ich im schriftlichen und mündlichen Meinungsaustausch von RUDOLF FICK Belehrung und Rat empfangen. Ihm darf ich heute als Zeichen des Dankes den Abschluß meiner Untersuchungen als Festgabe zum 60. Geburtstage darbringen.

B. Die Befunde.

1. Weitere Mastversuche an männlichen Gänsen.

a) Die Wirkung der Mast in der Zeit der Geschlechtsruhe.

Ich beginne damit, weitere Fütterungsversuche an männlichen Gänsen zu schildern, weil ich hier an meine früheren Arbeiten anknüpfen kann. Damals (1922) habe ich zeigen können, daß bei den jungen Gänserichen die Vorbrunst gegen Ende Dezember beginnt. Spätestens Mitte Februar ist die Hochbrunst erreicht. In der Vorbrunst verliert der Gänsert etwa ein Viertel seines Körpergewichtes. Gewöhnlich ist die Brunst Ende Mai beendet, dann steigt das Körpergewicht langsam wieder

an, um sich bei alten Tieren bis zur nächsten Vorbrunst, die häufig früher, schon im Oktober oder November beginnt auf gleicher Höhe zu halten, bei der von mir untersuchten Rasse auf etwa 4000 g.

Die junge Gans hat im Alter von 14—16 Wochen ihr Wachstum beendet und es gelingt dann im allgemeinen leicht, männliche Tiere zu mästen. Allerdings nur in der Zeit bis zum Beginn der Vorbrunst und nach dem Ende der Fortpflanzung. Hat die Vorbrunst einmal eingesetzt, was stets daran zu erkennen ist, daß die Gänserte anfangen die ersten Zeichen der Zuneigung zum anderen Geschlecht zu äußern, so ist es nicht mehr möglich eine männliche Gans in der gewöhnlichen Weise zu mästen. Wenn sich die ersten Liebesregungen gezeigt haben, wenn die Samenbildung beginnt, nimmt kein Gänsert mehr an Gewicht zu. Wir werden allerdings gleich sehen, daß diese Sätze jetzt eine gewisse Einschränkung erfahren, ist es mir bei meinen letzten Versuchen doch gelungen, auch noch Gänserte zu mästen, bei denen die Brunst schon begonnen hatte, ja in einzelnen Fällen auch noch solche, die vollkommen fortpflanzungsfähig waren.

Wird ein Gänsert in der Zeit der Geschlechtsruhe gestopft, so nimmt er sehr erheblich an Gewicht zu. In den Keimdrüsen vermehren sich dabei die Zwischenzellen, die Keimzellen werden im Gegensatz dazu in ihrer Entwicklung gehemmt, infolgedessen enthält der Masthoden nur etwa ein Drittel bis ein Viertel der Keimzellenmenge des Hodens eines gleichaltrigen, nicht gemästeten Gänserts. Die Folge dieser, durch die Mast bedingten Rückbildungsvorgänge oder besser gesagt Entwicklungshemmungen an den Keimdrüsen ist nun, daß die gemästeten Tiere für kürzere oder längere Zeit unfruchtbar sind. Diese Tatsache ist Tierzüchtern schon längst bekannt: Gänse oder andere Haustiere, die in der Vorbrunstzeit zu stark gefüttert wurden, eignen sich nicht zur Zucht[1].

Um den Einfluß der Mast auf die Keimdrüsen nochmals zu zeigen und vor allem um einen Vergleich mit den im folgenden geschilderten Befunden zu erleichtern, bringe ich hier nochmals die Bilder zweier Gänsehoden. Fig. 1 zeigt den bezeichnenden Bau des Vorbrunsthodens mit lebhafter Spermatozytenbildung, weiten Kanälchen und wenig Zwischengewebe, Fig. 2 im Gegensatz dazu den Hoden einer gemästeten Gans, in ihm ist keine Samenbildung zu erkennen aber das Zwischengewebe ist ungeheuer stark entwickelt, die einzelnen Zwischenzellen sind groß und in erheblicher Menge vorhanden.

---

[1] Darauf weist in neuerer Zeit besonders auch GÄRTNER (1924) hin und bekämpft dabei den alten Glauben, daß durch die verschiedene Ernährung das Geschlecht der Nachkommen beeinflußt werden könne.

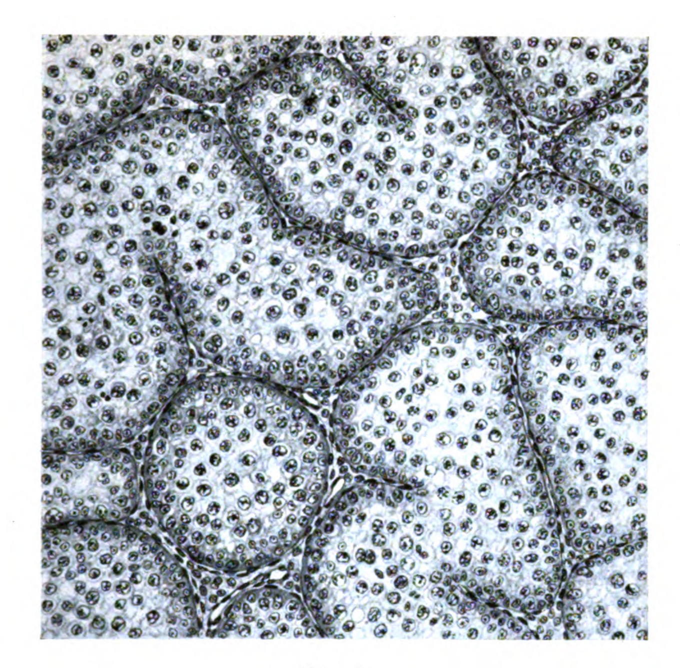


Fig. 1.

Schnitt durch den Hoden einer Gans, die in der Vorbrunst am 10. 1. 1923 getötet wurde. Gewicht 4200 gr, lebhafte Spermatozytenbildung. Fixiert Sublimat-Eisessig, Paraffin 5 μ, Azan nach HEIDENHAIN. Vergrößerung 200 mal.

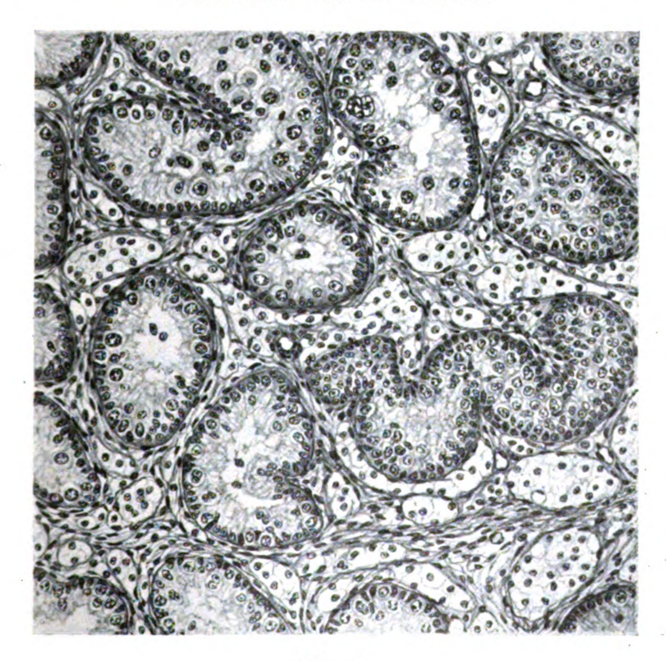


Fig. 2.

Schnitt durch den Hoden einer in der Vorbrunst gemästeten Gans, die am 12. 1. 1923 getötet wurde. Gewicht 5750 gr, Spermatogenese ruht, stärkste Entwicklung des Zwischengewebes. Vergr. Fix. usw. wie bei Fig. 1.



In meinen weiteren Versuchen wollte ich nun zunächst feststellen, wie sich der Bau der Hoden und damit das ganze Geschlechtsleben einer männlichen Gans verhält, wenn das Tier in der Vorbrunst gemästet wird und wenn dann in der eigentlichen Fortpflanzungszeit die Mast unterbrochen wird. Ich verwendete zu diesen Versuchen zweijährige Gänserte, einesteils weil ich bei ihnen das Geschlecht von vornherein ganz sicher wußte, was bei jungen Tieren vielfach nicht ganz sicher möglich ist, andererseits aber weil bei den älteren Tieren die Vorbrunst und damit auch die Brunst oft schon früher beginnt als bei ganz jungen. Vielfach findet man, daß zwei und mehrjährige Gänse schon im Oktober und November die ersten Zeichen der Vorbrunst zeigen. Bei ihnen sind Hoden oder Eierstöcke oft schon Ende November voll entwickelt, dann schon werden die Weibchen getreten und beginnen zu legen.

Zunächst seien hier noch einige Versuche geschildert, die in ihren Ergebnissen ganz eindeutig waren. Die Gans, deren Hoden in Fig. 2 abgebildet ist, wurde am 10. I. 1923 getötet. Die Mast war am 22. XII. ausgesetzt worden. In den 20 Tagen, die seit dieser Zeit verstrichen waren (genaue Angaben über diesen Versuch siehe noch 1923, S. 492) hatte das Tier 1370 Gramm abgenommen, was leicht zu verstehen ist, da es in dieser Zeit nur sehr wenig gefressen hatte. Die Hoden waren noch sehr klein und zeigten das bezeichnende Bild der Masthoden, die Samenbildung hatte noch nicht begonnen.

Den nämlichen Befund konnte ich bei einer weiteren Gans erheben, sie entstammte der Frühjahrsbrut 1923 und wog am 15. XI. 1923 4620 g. Sie wurde in der gewöhnlichen Weise gemästet, nahm sehr gut zu und wog am 15. I. 1924 7260 g. Dann wurde mit der Mast ausgesetzt, das Tier wurde zur Herde gelassen, das Gewicht nahm stark ab. Die Gans wog am 28. III. 1924 noch 5600 g, war also immer noch verhältnismäßig schwer und zeigte keine Spur einer beginnenden Brunst. Sie wurde geschlachtet, die Hoden waren klein und zeigten bei der mikroskopischen Untersuchung den gewöhnlichen Bau des Ruhehodens. Die Kanälchen waren eng, keine Spur von Samenbildung, in den engen Hohlräumen reichlich abgestoßene, zugrundegehende Zellen. Das Zwischengewebe war sehr gut entwickelt, in der gleichen Menge und Anordnung vorhanden wie auch sonst im Masthoden.

Diese Versuche lehren ohne weiteres, **daß durch die Mast in der Vorbrunstzeit eine Gans tatsächlich für das betreffende Jahr zur Fortpflanzung ungeeignet gemacht werden kann.** Offenbar sind die Hoden bei solchen Tieren durch die überreichliche Ernährung so stark geschädigt, daß sie sich im gleichen Jahre

nicht mehr entwickeln können. Das zweite der eben beschriebenen Tiere wurde ja zu einer Zeit getötet, in der sonst alle Gänse hochbrünstig sind. Manche Versuchstiere verhielten sich aber auch hier wieder anders, wie die im folgenden geschilderten Versuche zeigen werden.

Im Herbst 1924 sonderte ich am 1. XII. eine Gruppe von sechs zweijährigen Gänserten ab und ließ sie in der gewöhnlichen Weise stopfen. Die Tiere waren ziemlich gleich groß, sehr kräftig, sie wogen durchschnittlich 4500 g und nahmen bis zum 17. I. durchschnittlich je 2000 g zu, sie verhielten sich also ebenso wie ich dies im ersten Teil der Arbeit geschildert hatte. Der Geschlechtstrieb regte sich bei ihnen in keiner Weise

Am 17. I. 1925 untersuchte ich die Gänse; bei allen war das Glied klein, es ließ sich nicht ausstülpen, ein Zeichen, daß die Hoden nicht entwickelt waren. Zwei Gänserte wurden als Prüftiere getötet, sie zeigten den gewöhnlichen Befund der Mastgans, die Geschlechtsorgane waren im Zustand der Ruhe, die Kanälchen in den kleinen Hoden eng, die Samenbildung hatte nicht begonnen. Wie stets bei der Mast, war sehr reichlich Zwischengewebe vorhanden. Das gleiche Ergebnis der äußeren Untersuchung berechtigt wohl ohne weiteres zu dem Schluß, daß auch bei den anderen, ebenso behandelten Gänsen die Hoden das nämliche Bild zeigten.

Vom 17. I. ab wurde die Mast ausgesetzt, die Gänserte verhielten sich in der folgenden Zeit vollkommen gleich. In den nächsten Tagen nahmen sie überhaupt keine Nahrung zu sich, sie tranken sehr viel, verhielten sich aber recht ruhig, obwohl ihnen vollkommene Bewegungsfreiheit gewährt wurde. Erst am 4.—6. Tage begannen sie etwas Nahrung zu sich zu nehmen und zwar hauptsächlich breiig zubereitete, weiche Massen, während Körner zunächst noch verschmäht und erst nach 14 Tagen genommen wurden. Bedenkt man, wie tiefgreifend sich der Gänsemagen während des Stopfens verändert — ich verweise hier auf die Versuche von SCHEPELMANN (1906/07) —, so läßt sich verstehen, daß ein solcher Magen längerer Zeit benötigt, um sich wieder so umzugestalten, daß er derbe Nahrung verarbeiten kann. Nach 14 Tagen, das heißt etwa von Anfang Februar an nahmen die Tiere aber mit Vorliebe Körnerfutter zu sich, allerdings fraßen sie auch dann noch auffallend wenig. Sie unterschieden sich in dieser Hinsicht recht erheblich von nicht gemästeten Gänserten in der Vorbrunst. Schon Anfang Februar äußerten sie deutlichen Geschlechtstrieb, am 16. II. ließ sich das Glied bei einem der Männchen gut ausstülpen, es besaß die gewöhnliche Größe, am 7. II. versuchte es eine Gans zu treten und wurde an diesem Tage getötet.

Betrachten wir nun zunächst das Verhalten des Gewichts bei diesem Tiere, wie es aus der in Fig. 3 wiedergegebenen Kurve deutlich zu erkennen ist: Bei Beginn des Versuches wog die Gans 4520 g, während des siebenwöchigen Stopfens stieg das Gewicht in der gewöhnlichen Weise um etwa 2000 g und beträgt am 17. I. 1925 6500 g. An diesem Tage wird die zwangsweise Fütterung unterbrochen, sofort fällt die Gewichtskurve steil ab und die Gans verliert im Verlaufe der nächsten 18 Tage mehr als 1000 g, also etwa ein Sechstel des Gesamtgewichtes. Immerhin ist sie an dem Tage, an dem sie geschlachtet wird, noch um 1000 g schwerer als vor dem Beginn der Mast und um mehr als 1500 g schwerer als ein nichtgemästeter, hochbrünstiger gleichaltriger Gänsert.

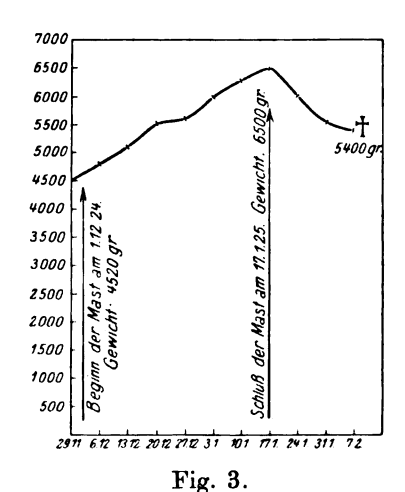


Fig. 3.
Gewichtskurve einer männlichen Gans, die vom 1. Dezember 1924 ab gemästet wurde bis zum 17. Januar 1925. Von da ab gewöhnliche Fütterung, bei der das Tier fressen konnte so viel es wollte.

Von besonderer Bedeutung war nun das Verhalten der Geschlechtsorgane. Ließ doch schon der Umstand, daß der Gänsert, ebenso wie drei andere gleichbehandelte Tiere, starken Geschlechtstrieb äußerte und zu treten versuchte, vermuten daß die Hoden vollentwickelt seien. Dies bestätigte sich vollkommen. Der rechte Hoden maß 21 : 16 mm der linke 20 : 19 mm. der Rauminhalt betrug rechts 2810 cmm, links 3770 cmm. Die Hoden waren also für ein altes, hochbrünstiges Tier klein, aber weit größer als im Ruhezustand. Die Untersuchung im Mikroskop lehrt aber, daß die Samenbildung voll im Gange ist; die weiten Kanälchen sind ausgekleidet von zahlreichen Spermatogonien, auf sie folgen Spermatozyten in allen Zuständen der Teilung, Präspermatiden und schließlich massenhaft Spermatiden, die sich in Samenfäden umwandeln, daneben reichliche Mengen von Spermatozoen, zum größten Teil in der bezeichnenden büschelförmigen Anordnung. Es ist reichlich Zwischengewebe vorhanden, der ganze Hoden ist auffallend lipoidreich und besonders finden sich viele Sudan III färbbare Körnchen in den Spermatogonien. Berücksichtigt man, daß die Menge dieser Körnchen im Hoden der geschlechtsreifen Gans sonst nur gering ist, so muß man hier entschieden von einer starken Vermehrung sprechen. Auffallend ist des weiteren noch, daß sich im Kanälchenhohlraum

neben wenigen reifen Samenfäden auch zahlreiche unreif abgestoßene Spermatiden und Spermatozyten finden. Zum Teil sind sie untereinander verklumpt oder verbacken. Solche Zellmassen, die häufig das bezeichnende schon oft geschilderte Bild der Samenverklumpung aufweisen, enthalten in ihren Plasmaleibern reichlich Fett, zum Teil in sehr großen Tropfen; die Kerne zeigen mehr oder weniger deutliche

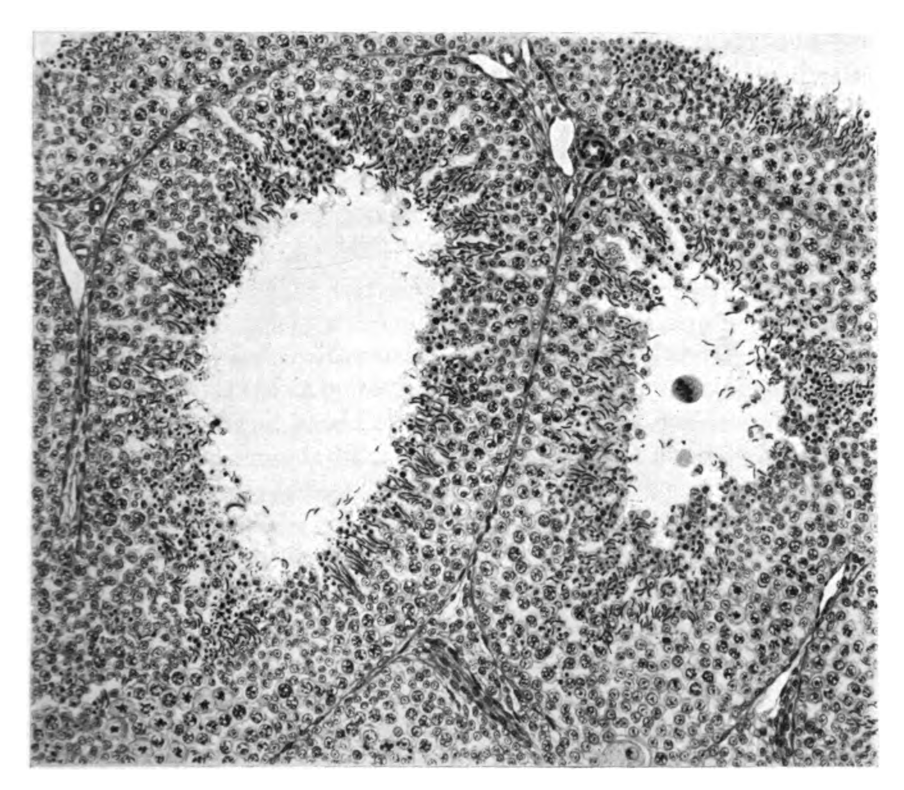


Fig. 4.
Schnitt durch den Hoden einer hoch brünstigen Gans, die in der Vorbrunstzeit gemästet worden war; dann wurde die Mast ausgesetzt, das Tier wurde brünstig. Vergrößerung 200fach. Fixierung, Schnittdicke wie bei Schnitt 1, Färbung Eisenhämatoxylin HEIDENHAIN-Lichtgrün.

Anzeichen des Zerfalls. Beim nichtgemästeten Tier treten solche Bilder erst gegen das Ende der Brunst auf, wenn sich schon die ersten Rückbildungserscheinungen einstellen (Fig. 4).

Alles in allem handelt es sich um einen kleinen Brunsthoden mit lebhafter Samenbildung, der auffallend lipoidreich ist und in dem zahlreiche Samenbildungszellen unreif abgestoßen werden und ebenso wie eine ganze Menge von reifen Samenfäden verklumpen und zugrunde

gehen. Der Hoden weicht also gerade wegen dieser Rückbildungsvorgänge in seinem Bau nicht unwesentlich von dem eines gewöhnlichen Brunsthodens ab.

Der eben geschilderte Versuch lehrt zunächst, daß die Hodenentwicklung durch die Mast während der Vorbrunst im gleichen Jahr nicht immer vollkommen gehemmt wird. Setzt vielmehr die zwangsweise Fütterung noch während der Fortpflanzungszeit aus, so können sich die Hoden noch entwickeln und zwar weit rascher, als dies gewöhnlich der Fall ist. Der Gänsert verliert dabei ganz wesentlich an Gewicht, allerdings nicht ganz so stark, wie sonst in der Vorbrunst; immerhin tritt ein Gewichtssturz ein, sobald die zwangsweise Fütterung ausgesetzt wird. Hand in Hand mit der Samenbildung entwickeln sich auch im übrigen alle diejenigen Merkmale, deren Ausbildung von der inkretorischen Hodentätigkeit abhängt, gleichzeitig stellt sich auch der Geschlechtstrieb ein.

Dieser Versuch zeigt wieder besonders schön, daß das geschlechtsspezifische Inkret von den Keimzellen selbst und nicht von den Zwischenzellen abgesondert wird. Man vergleiche hierzu noch Textfig. 2 mit Textfig. 4. Der in Fig. 2 dargestellte Schnitt stammt aus dem Hoden eines gemästeten Tieres, dessen periphere Geschlechtsmerkmale vollkommen unausgebildet waren, obwohl doch so erhebliche Mengen von Zwischenzellen vorhanden sind. Aus den Befunden, die ich an Prüftieren erhob, dürfen wir auch ohne weiteres annehmen, daß die Hoden der eben beschriebenen Gans während und am Ende der Mast, also auch noch am 17. I. 24 das nämliche Bild gezeigt hatten. Damals war bei dem Tier das Glied noch ganz klein und konnte nicht ausgestülpt werden, wie eben stets in der Zeit der Geschlechtsruhe, der Geschlechtstrieb regte sich noch in keiner Weise.

Mit dem Augenblick aber, wo das Stopfen ausgesetzt wurde, veränderte das Tier, ebenso wie die drei anderen, gleichbehandelten sein Verhalten vollkommen. Anfangs war es zwar noch sehr ruhig, aber schon nach einigen Tagen wurde es lebhafter und wendete seine Aufmerksamkeit den Weibchen zu, die ihm vorher vollkommen gleichgültig waren. Schon am 7. II., also nach kaum drei Wochen, war der Gänsert hochbrünstig; dies beweist nicht nur sein Verhalten, sondern besonders auch der Bau seiner Geschlechtsorgane, in erster Linie derjenige der Hoden. Das Tier hatte also in drei Wochen die nämliche Entwicklung durchgemacht, zu der eine nichtgestopfte Gans sonst eine Zeit von 6—8 Wochen benötigt. Die Entwicklung vollzog sich bei ihm in ähnlicher Weise, wie

bei den im ersten Teil der Arbeit geschilderten männlichen Gänsen, die nach Beginn der Vorbrunst gestopft wurden.

Durch die Mast waren also bei dieser Gans die Keimdrüsen nicht für längere Zeit geschädigt worden, sondern nur vorübergehend. Sobald der Einfluß der überreichlichen Ernährung wegfiel, begann die Samenbildung, die Hoden entwickelten sich und zwar besonders rasch. Einesteils wohl deshalb, weil ihnen besonders viel Nährstoffe zur Ausbildung aus dem überfütterten Körper zur Verfügung standen, anderenteils aber auch deshalb, weil die Jahreszeit, also die äußeren Umstände jetzt für die Hodenentwicklung die gegebene war.

Ich habe den nämlichen Versuch in mehreren Fällen durchgeführt und dabei häufig das gleiche Ergebnis erzielt. Es lag mir nun daran zu ermitteln, wie sich solche, in der Vorbrunst gemästeten und dann geschlechtsreif gewordenen Gänse hinsichtlich ihrer Fruchtbarkeit verhalten, ob die alte Tierzüchterregel stimmt, daß sie zur Zucht nur schlecht oder gar nicht gebraucht werden können. Im ganzen habe ich hier nur vier Versuche ausgeführt, alle mit eindeutigem Erfolg. Ich hielt männliche Gänse, die in der eben beschriebenen Weise behandelt waren, nachdem sie geschlechtsreif geworden waren, mit je drei Weibchen zusammen. Die Weibchen waren nicht gemästet, sie legten in der gewöhnlichen Weise. Ich beobachtete nun stets, daß die Gänserte die Weibchen traten, allerdings nicht so fleißig und stürmisch, wie nicht gemästete, magere Gänserte. Die Masttiere bleiben stets faul, sie nehmen ja auch während der Brunst nur wenig an Gewicht ab. In drei von den vier untersuchten Fällen waren alle von den Weibchen abgelegten Eier unbefruchtet, im vierten Falle waren von 32 durch drei Gänse gelegten Eiern 18 befruchtet, die ausgeschlüpften Jungen zeigten die gewöhnliche Größe, sie waren aber wenig widerstandsfähig, trotz sorgfältigster Pflege gelang es nur 5 von ihnen durchzubringen.

Aus den Ergebnissen dieser Versuche will ich nur ganz vorsichtige Schlußfolgerungen ziehen. Jedenfalls zeigen sie, daß die Fruchtbarkeit gemästeter Gänse, auch wenn, wie in den vorliegenden Versuchen, die Mast rechtzeitig unterbrochen wird, so daß die Hoden sich noch entwickeln, sehr stark herabgesetzt ist. Die alte, den Tierzüchtern schon längst bekannte Regel, daß Masttiere sich nicht zur Zucht eignen, hat sich also vollkommen bestätigt. Des weiteren hat sich wieder gezeigt, darauf habe ich schon anläßlich meiner Mäuseversuche (1923) hingewiesen, daß es nicht möglich ist, aus dem histologischen Bau eines Hodens bindende Schlüsse darauf zu ziehen, ob sein Träger wirklich imstande ist zu befruchten oder nicht. Bei fehlender Samenbildung läßt sich zwar

stets sagen, daß das betreffende Lebewesen steril ist. Leider sind wir aber bisher noch nicht in der Lage, aus dem Bau und der Beweglichkeit der Samenfäden allein zu erkennen, ob sie auch imstande sind zu befruchten oder nicht. Es erscheint aber stets verdächtig, wenn im Hoden zahlreiche unreif abgestoßene Samenbildungszellen im Inneren der Kanälchen nachgewiesen werden können und ebenso, wenn viele Samenfäden miteinander verklumpen. Dies deutet stets darauf hin, daß der Hoden im ganzen geschädigt ist und läßt den Verdacht gerechtfertigt erscheinen, daß auch diejenigen Samenfäden, die uns unverändert erscheinen, doch schon in ihrer physiologischen Beschaffenheit geschädigt sind und deshalb nicht befruchten können.

b) Die Wirkung der Mast in der Vorbrunst.

Gleichzeitig mit den eben geschilderten führte ich auch noch andere Versuche aus und zwar auch wieder in Anlehnung an die Ergebnisse der Beobachtungen, die ich schon früher angestellt hatte. Ich versuchte in größerem Maße Gänse zu mästen, bei denen die Hoden entweder schon in die Entwicklung eingetreten waren oder aber schon voll entwickelt waren, d. h. also, ich begann die Mast während der Vorbrunst oder aber erst während der Hochbrunst. Diese Versuche sind vor allem kostspielig, weil ein großer Teil der Gänserte, bei denen mit der Mast erst begonnen wird, nachdem sich die ersten Zeichen des Geschlechtstriebes gezeigt haben, oder aber, die schon vollbrünstig sind, innerhalb weniger Tage zugrunde gehen, wenn man sie in enge Käfige sperrt und dabei gewaltsam füttert. Ich mußte deshalb mit einem Ausfall von 50% und noch mehr bei den Versuchstieren in den ersten Tagen rechnen. Es gelang aber immerhin, einige wenige Tiere entsprechend zu stopfen und die Ergebnisse, die sie zeitigten, waren von besonderer Bedeutung.

Ich schildere zunächst das Verhalten der Tiere, die in der Vorbrunst gemästet wurden. Es handelt sich um eine ganze Reihe zweijähriger Gänserte, die im Jahre 1922 zur Zucht verwendet worden waren. Dann wurden Sie bei der Herde auf den Stoppeln gehalten. Schon Anfang November zeigten sie wieder leichte Brunsterscheinungen. Ich suchte vier Gänserte aus, bei denen sich das Glied gut ausstülpen ließ, es war kaum halb so groß, wie bei vollbrünstigen Tieren. Zweifellos hatte die Vorbrunst bei ihnen begonnen. Die histologische Untersuchung bei zwei zu Prüfzwecken getöteten Gänserten zeigte dies auch deutlich.

Am 9. XI. 1923 wurden die vier Tiere einzeln in Käfige gesperrt und in der gewöhnlichen Weise gemästet. Sie waren alle ungemein unruhig, sie sträubten sich sehr stark beim Stopfen, schlugen viel mit den

Flügeln um sich, waren fast den ganzen Tag über in Bewegung und hackten dabei mit dem Schnabel an das Gitter, kurz sie zeigten deutlich, daß ihnen die Gefangenschaft nicht zusagte. Zwei der Gänserte gingen gleich in den ersten Tagen ein. Der eine davon lag am Morgen des zweiten Tages tot im Käfig, er war, wie dies häufig zu beobachten ist, infolge der Aufregung zugrunde gegangen, Seine Hoden maßen rechts 12,2 zu 8,2 mm, links 16,0 zu 9,8 mm, der Rauminhalt betrug rechts 439 cmm, links 820 cmm. Sie waren also etwa so groß, ja sogar etwas größer, als bei dem Tier, dessen Hoden Textfig. 1 darstellt. Sie zeigten den nämlichen Entwicklungszustand wie dort, die Kanälchen waren weit, überall lebhafteste Bildung von Spermatogonien und Spermatozyten, ein Hohlraum war nirgends zu erkennen. Das Zwischengewebe ist nur in äußerst geringer Menge vorhanden und zeigt gleichfalls das bezeichnende Verhalten, wie ich es früher schon vom Vorbrunstgänsert geschildert habe.

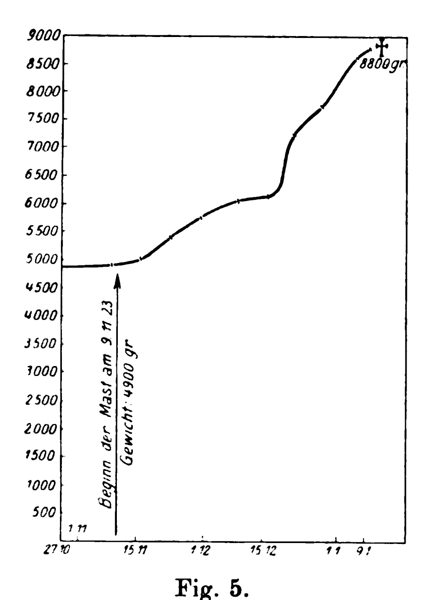


Fig. 5.
Gewichtskurve einer zu starkem Fettansatz neigenden Gans, die in der Vorbrunstzeit gestopft wurde, nachdem sich die ersten Zeichen des erwachenden Geschlechtstriebs gezeigt hatten.

Das zweite Tier starb am 15. XI. 1923, also am 6. Versuchstage während des Stopfens, die beiden anderen wurden mit der Zeit ruhiger, von ihnen erwies sich das eine sogar als besonders geeignet zur Mast, es gewöhnte sich rasch an die zwangsweise Fütterung, nahm die Nudeln bald ohne Widerstreben an und wurde sehr rasch schwerer. Die Kloake veränderte sich bei ihm nur wenig, das Glied wurde weder größer noch kleiner, es konnte dauernd noch ausgestülpt werden. Wurde das Tier ins Freie zu der Herde gelassen, so kümmerte es sich überhaupt nicht mehr um die Weibchen. Nach und nach wurde es so schwer, daß es kaum mehr gehen konnte. Vom 6. I. 1924 an zeigte es Atembeschwerden, da diese sich steigerten bestand die Gefahr, daß die Gans plötzlich ersticke; ich tötete sie deshalb am 9. I. 24 bei einem Schlachtgewicht von 8800 g.

Textfig. 5 zeigt das Verhalten des Gewichtes und besonders deutlich die Gewichtszunahme. Man vergleiche diese Kurve mit dem ge-

wöhnlichen Verhalten einer Mastgans wie es Textfig. 3 darstellt und wird erkennen, wie stark die Gewichtszunahme besonders in der zweiten Hälfte des Versuches ist. Hier handelt es sich eben um ein Tier, das besonders gut zur Mast geeignet ist.

Im Gegensatz zu meinen früheren Beobachtungen war es mir hier also gelungen, eine Gans auch nach Eintritt der Vorbrunst zu mästen. Das andere Männchen verhielt sich ebenso wie ich im ersten Teil der Arbeit geschildert habe, das heißt, es nahm überhaupt nicht zu und wurde sehr rasch brünstig. Bei dem Tier aber, das sich hatte mästen lassen, war das Glied klein, kaum halb so groß wie bei einem geschlechtsreifen Gänsert, aber doch wesentlich größer als in der Zeit der Geschlechtsruhe. Es hatte sich aber in der ganzen Zeitspanne vom 9. XI. 23 bis 9. 1. 24 in keiner Weise verändert.

Die Hoden zeigten folgende Maße: Rechts 14,5 zu 10,2 mm, links 16,3 zu 11,8 mm, der Inhalt beträgt rechts 784 cmm, links 1134 cmm, sie sind also wesentlich größer als in der Zeit der Geschlechtsruhe oder bei anderen Mastgänsen, aber viel kleiner als in der Hochbrunst, auch sie nehmen also hinsichtlich ihrer Größe eine Zwischenstellung ein.

Im histologischen Schnitt zeigen sie gleichfalls besonderes Verhalten. Ich habe Ähnliches sonst noch nie feststellen können. Die einzelnen Kanälchen sind ungemein dick, ihr Durchmesser beträgt 200 bis 300 μ, er ist also fast ebenso groß, wie im vollentwickelten Hoden des hochbrünstigen Gänserts. Im Gegensatz zu diesem ist aber der Hohlraum der Kanälchen ganz allgemein ungeheuer weit und größtenteils leer, d. h. er enthält keinerlei Massen, die sich färberisch darstellen lassen, er ist also im Leben wohl von klarer Flüssigkeit erfüllt. Der Wandbelag besteht aus einer sechs- bis achtfachen Zellschicht (Fig. 6). Zu äußerst finden sich indifferente, ruhende Samenzellen und vereinzelte Spermatogonien, unter ihnen nur ganz wenige, die in Teilung begriffen sind. Dann folgen mehrere Lagen von gleichfalls ruhenden Zellen, die ihrer ganzen Form und Größe nach gleichfalls als Spermatogonien bezeichnet werden müssen. Hierauf kommen verhältnismäßig wenige Spermatozyten in allen Zuständen des Wachstums und der Teilung, vereinzelte von diesen lassen sich auch zwischen den Schichten der Spermatogonien nachweisen. Spermatozytenteilungen sind äußerst selten, ebenso die zweite Reifungsteilung. Die innersten Zellschichten bestehen aus Spermatiden. Unter ihnen verwandeln sich nur wenige zu Samenfäden, nur äußerst selten sieht man die gewöhnlichen Bilder der Spermiohistogenese und dementsprechend auch nur ganz vereinzelte reife Samenfäden.

Textfig. 6 stellt einen Schnitt durch den betreffenden Hoden dar,

Textfig. 4 bei gleicher Vergrößerung einen solchen durch eines anderen aus dem gleichen Versuch stammenden Gänsert, der hochbrünstig wurde. Vergleicht man nun das Bild dieses Mastgänserts mit dem des anderen Tieres oder mit den Bildern des hochbrünstigen Gänserts, die ich früher (1922, Tafel 1, Abb. 3 und 4) gegeben habe, bei denen die innersten Zell-

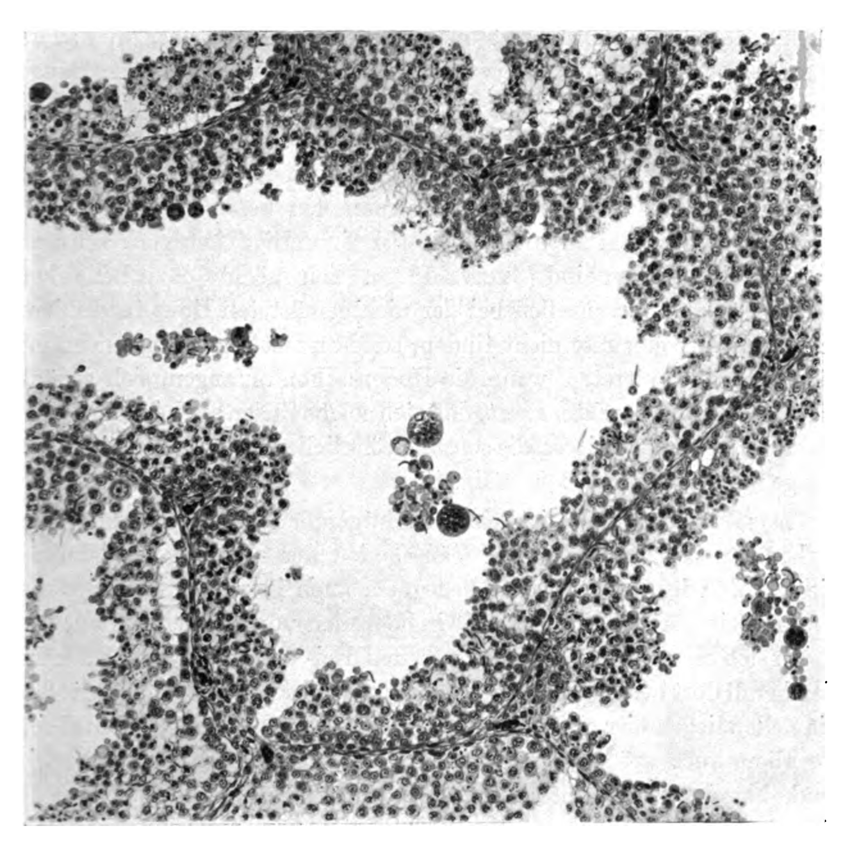


Fig. 6.
Schnitt durch den rechten Hoden einer Gans, die während der Vorbrunst gemästet wurde. (Gewichtskurve Fig. 5.) Fixierung usw. wie bei Fig. 4, Vergr. 200fach.

lagen in allen Hodenkanälchen ganz ausgekleidet sind mit großen Mengen von büschelförmig angeordneten Samenfäden, und bei denen auch im Innern der Kanälchen noch massenhaft reife Spermatozoen zu erkennen sind, so zeigt das Verhalten des hier beschriebenen Tieres ohne weiteres, daß bei ihm die Samenbildung stark gehemmt, besser gesagt, schwer geschädigt ist. Aber noch mehr: Die große Mehrzahl der Spermatiden läßt deutliche Rückbildungserscheinungen erkennen, ihr Kern

ist verändert, pyknotisch, ihr Plasmaleib bald sehr groß, stark aufgetrieben, bald wieder ungemein klein, so daß er kaum erkannt werden kann. Allenthalben werden solche veränderte Zellen in großen Mengen in den freien Hohlraum der Kanälchen abgestoßen, zusammen mit unreifen Spermatozyten und Spermatogonien. In den Kanälchen verklumpen mehrere Zellen untereinander und so bilden sich die bezeichnenden Riesenzellen mit maulbeerförmigen Kernen, die zuerst Maximow (1899) im schnittverletzten Hoden verschiedener Säuger beobachtet hat, als deutliches Zeichen schwerer Rückbildung. Mit solchen Riesenzellen, zum Teil auch mit einzelnen abgestoßenen Zellen, sind die wenigen frei im Kanälchenhohlraum liegenden Samenfäden verschmolzen, allenthalben begegnet man den bezeichnenden Bildern der Samenzellenverklumpung, die ja der sinnfällige Ausdruck schwerer Hodenrückbildungen sind (Stieve 1925). Ich möchte dazu bemerken, daß sich solche Riesenzellen bei der nichtgemästeten Gans in der Vorbrunst und Hochbrunst nicht finden, sondern erst gegen Ende der Fortpflanzungszeit auftreten, wenn die Hoden schon anfangen, sich zurückzubilden. Es ist beachtenswert, daß sich solche Zellen auch in den Hoden des anderen Versuchstieres, die sonst gewöhnlichen Bau zeigen, in größerer Menge nachweisen lassen (Textfig. 4).

Das Zwischengewebe ist reich an Blutgefäßen und in größerer Menge vorhanden als sonst in einem Gänsehoden der gleichen Ausdehnung, wie wir ihm in der Vorbrunst begegnen, auch in weit größerer Menge als zur Zeit der Hochbrunst. Zwischenzellen von bezeichnendem Bau finden sich allerdings auch hier nur an den drei- und viereckigen Räumen, die überall dort ausgespart sind, wo mehrere Kanälchen zusammenstoßen. Die Zellen liegen hier aber in ziemlich großer Menge beieinander und sind vor allem auch größer als sonst in der Vorbrunst. Ihr Kern ist meist rund, bläschenförmig, der Plasmaleib groß, wenn auch nicht von der Ausdehnung wie im Vorbrunsthoden, und stets prall mit Lipoidtröpfchen ausgefüllt. Bei entsprechender Behandlung fällt überhaupt gerade hier der große Gehalt an osmierbaren Massen auf. Sie lassen sich nicht nur im Zwischengewebe nachweisen, sondern vorzüglich auch im Inneren der Kanälchen, in den Leibern der ruhenden Samenbildungszellen und der Spermatogonien und vor allem im Bereiche der Spermatiden. Diese sind geradezu von Lipoiden ganz durchsetzt, sie bergen zum Teil sehr große Tropfen, des weiteren finden sich auch in den Zellmassen, die in das Innere der Kanälchen abgestoßen sind, reichliche Einlagerungen von mit Sudan III darstellbaren Massen.

Zusammenfassend läßt sich also über diesen Gänsert folgendes

sagen: Er ließ sich auch in der Vorbrunst mästen. Obwohl die Samenbildung schon begonnen hatte als das Stopfen einsetzte, nahm er doch noch, und zwar sehr erheblich, an Gewicht zu. Die Samenbildung kam dabei nicht zum Stillstand, vielmehr vermehrten sich während der Mast die Keimzellen noch weiter, es entstanden Spermatozyten, Praespermatiden und Spermatiden. Im Vergleich zu den normalen Vorgängen war die Samenbildung aber ungemein träge. Der Hoden nahm während der Mast nicht mehr oder doch nur ganz unbedeutend an Größe zu, in den Kanälchen bildeten sich weite Hohlräume aus, die Wandungen waren nur von recht wenig Zellagen ausgekleidet und vor allem wurde fast kein reifer Samen gebildet, vielmehr wurden die Spermatiden fast durchwegs unreif abgestoßen, sie gingen größtenteils zugrunde, bevor sie ausgereift waren. Die wenigen Samenfäden, die gebildet wurden, waren offenbar nicht lebensfähig, denn sie verklumpten, sobald sie in die Kanälchenhohlräume gelangten, untereinander und mit anderen, dort gelegenen abgestoßenen Zellen.

Auch in diesem Versuch ließ sich also wieder der ungemein schädliche Einfluß beweisen, den die überreichliche Nahrungszufuhr auf die Tätigkeit der Keimdrüsen ausübt. Die Samenbildung wurde zwar, da sie schon einmal im Gange war, bei diesem einen Tier nicht vollkommen unterdrückt, wohl aber in schwerster Weise geschädigt. Dadurch ist es auch zu erklären, daß sich die peripheren Geschlechtsmerkmale nicht mehr weiter entwickelten, sondern auf der Stufe stehen blieben, auf der sie beim Beginn des Versuches gestanden hatten. Die Ergebnisse dieses Mastversuches lassen sich, wie ich weiter unten noch zeigen werde, also sehr gut in Einklang bringen mit dem, was ich in früheren und späteren Versuchen anderweitig festgestellt habe.

c) Die Wirkung der Mast in der Hochbrunst.

Zeigten die hier geschilderten Ergebnisse schon in der gleichen Weise wie meine früheren Versuche den schädlichen Einfluß der Mast, so geht dieser noch deutlicher aus den folgenden Beobachtungen hervor. Ich verwendete für sie wieder eine Reihe zweijähriger Gänse, die schon sehr frühzeitig im Jahre brünstig wurden. Die Tiere wurden zunächst wieder bei der Herde gehalten bis sich bei ihnen die ersten Liebesregungen einstellten. Zwei der Gänserte wurden mir von den Bauern deshalb überlassen, weil sie schon im Oktober sehr deutlichen Geschlechtstrieb zeigten, in einer Zeit, in der sie noch keine rechte Gegenliebe von seiten der Weibchen fanden. Allerdings beginnen ja vereinzelte ältere Weibchen

um diese Zeit schon zu legen und lassen sich dann selbstverständich auch treten.

Ich wählte nun wieder eine Gruppe von sechs zweijährigen Gänserten im Herbst 1922 aus, sie waren alle am 15. XI. hochbrünstig. Dies war nicht nur aus der Tatsache zu erkennen, daß sie weibliche Tiere traten, sondern dies lehrte auch ganz deutlich die anatomische Untersuchung; die vollentwickelte Rute ließ sich leicht ausstülpen, dabei entleerte sich milchige Flüssigkeit, die bei allen sechs Tieren reife Samenfäden in großer Menge enthielt. Dadurch ist einwandfrei der Beweis erbracht, — dies ist für die folgenden Feststellungen von Wichtigkeit — daß die Tiere hochbrünstig waren, ihre Hoden sind also groß und bringen reichlich Samen hervor. Es handelt sich durchweg um starke, kräftige Gänserte mit einem Gewicht von 5400 bis 6000 g; sie sind also stärker als die jungen Tiere, die ich zu meinen Versuchen verwendete.

Am 22. XI. 1922 werden sie einzeln in Käfige gesperrt und gestopft. Sie sind ungemein unruhig, schreien den ganzen Tag, schlagen sich die Flügel wund und beruhigen sich selbst nicht, wenn die Käfige verdunkelt werden. Beim Stopfen leisten sie stärksten Widerstand. Schon am 23. XI. geht eines der Tiere infolge der Aufregung zugrunde, je ein weiteres stirbt am 24. und 25. XI. Bei allen dreien sind die Hoden sehr groß, die Samenbildung ist voll im Gange, es findet sich das gewöhnliche Verhalten wie auch sonst in der Hochbrunst.

Die anderen drei Gänserte gewöhnen sich langsam an die mit ihnen vorgenommenen Maßnahmen. Am 28. XI. werden sie gewogen, eines der Tiere ist um 300 g leichter geworden, ein anderes um 100 g, das dritte um 200 g schwerer. Dieses letzte wird am 28. XI., also nach sechstägiger Mast getötet. Es zeigt im Körperbau keine Unterschiede gegenüber einer hochbrünstigen Gans, das Glied läßt sich noch gut ausstülpen, es ist sehr groß. Auffällig ist der makroskopische Befund an den Hoden. Die Blutgefäße an ihrer Oberfläche sind nämlich strotzend gefüllt und ungemein weit. Die Hodengröße ist folgende: Rechts 28: 16 mm, links 32: 21 mm, der Inhalt beträgt rechts 3670 cmm, links 7380 cmm, sie entsprechen also vollkommen den bei hochbrünstigen Gänsen vorgefundenen Werten.

Im histologischen Bild zeigen sie jedoch starke Veränderungen (Textfig. 7). Die Kanälchen sind, wie stets im hochbrünstigen Gänsehoden, von sehr dünner Eigenhaut bekleidet, auf diese folgt eine Lage kleiner, unentwickelter Samenzellen und Spermatogonien, dann mehrere Schichten von Spermatozyten, zum größten Teil in Vorbereitung auf die erste Reifeteilung, dann noch vereinzelte Spermatozytenteilungen, auch Prae-

spermatiden, zum Teil in Teilung begriffen. Zu innerst liegen zahlreiche Spermatiden in allen Zuständen der Umwandlung zu reifen Samenfäden und massenhaft reife Spermatozoen. Die Schichtenfolge und auch das Zahlenverhältnis der einzelnen Zellarten ist also das Nämliche wie im gewöhnlichen Brunsthoden, auffällig ist jedoch die Anordnung der einzelnen Gebilde. Schon die äußersten Lagen erscheinen sehr locker, die Zellen liegen hier nicht so dicht wie gewöhnlich. Je weiter man nach

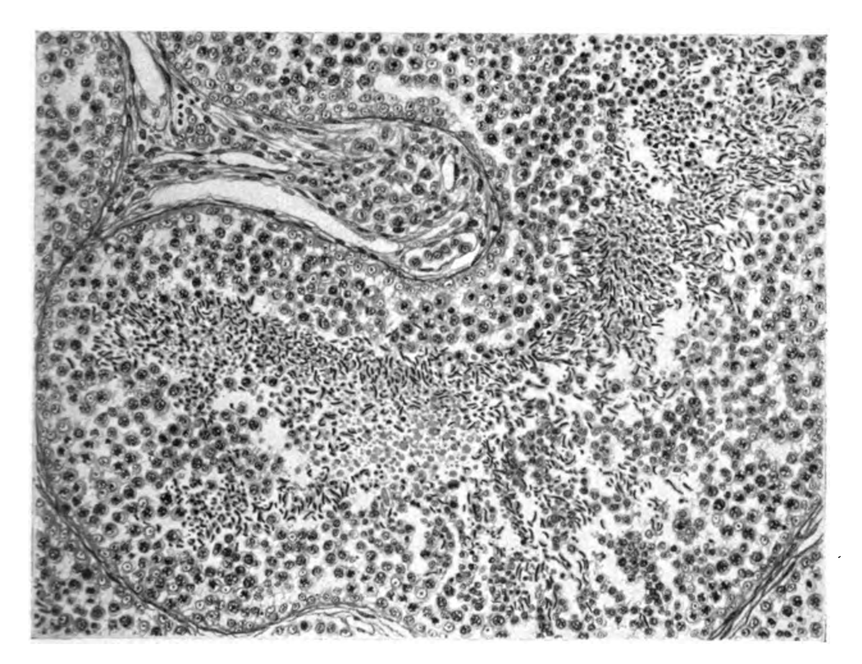


Fig. 7.

Schnitt durch den rechten Hoden einer zweijährigen Gans, die am 15. 11. 1922 hochbrünstig war. Am 22. 11. 1922 wiegt sie 5430 gr, sie wird von diesem Tage an gemästet. Am 28. 11. 1922 Gewicht 5630 gr. An diesem Tage wird das Tier getötet. Fixierung usw. wie bei Fig. 4. Vergrößerung 200 fach.

innen kommt, desto mehr verstärkt sich dieser Eindruck. Schon die Spermatiden liegen wirr durcheinander, sie haben zum größten Teil den Zusammenhang mit der Kanälchenwand verloren, liegen also frei im Hohlraum, der ganz von Samenfäden ausgefüllt ist. Diese zeigen nirgends mehr die gewöhnliche, büschelförmige Anordnung, sondern bilden eine große Masse, die den Hohlraum gleichmäßig ausfüllt. Zwischen ihnen finden sich alle möglichen abgestoßenen, unreifen Samenbildungszellen und viel krümelige Massen, die aus einzelnen kleineren und größeren, nicht miteinander verbundenen Körnchen bestehen. Im großen und

ganzen zeigen die Samenfäden den gewöhnlichen Bau und lassen keinerlei Veränderungen oder Rückbildungserscheinungen erkennen. An vielen Stellen sieht man allerdings, daß mehrere von ihnen sich zusammenschließen, untereinander oder mit anderen abgestoßenen Zellen verkleben, es finden sich also die bezeichnenden Bilder der Samenzellenverklumpung.

Das Zwischengewebe ist in ziemlich großer Menge vorhanden, im allgemeinen findet man zwar nur kleine Gruppen schmaler Zwischenzellen an den schon oft erwähnten Stellen, hier und da aber, — eine solche Stelle liegt der Fig. 7 zugrunde, — lassen sich auch größere Zellanhäufungen nachweisen. Die einzelnen Zwischenzellen sind groß, ihre Kerne rund, bläschenförmig, oft mit sehr großem Kernkörperchen, ihr Plasmaleib weit ausgedehnt, groß und ganz mit osmierbaren Tropfen gefüllt. Es wäre zu mühsam gewesen, hier die Gesamtmenge des Zwischengewebes genau zu bestimmen, da der Hoden aber die gleiche Größe besitzt wie sonst bei den hochbrünstigen Gänserten, so ist im Vergleich mit diesen auch aus den einzelnen Schnitten der Schluß erlaubt, daß hier sehr viel Zwischengewebe vorhanden ist.

Auch im Innern der Kanälchen finden sich viele mit Sudan III färbbare Massen, sie liegen in der Hauptsache in den Zellen, welche unmittelbar auf die Eigenhaut folgen, also in Ursamenzellen, dann ganz besonders in den zahlreichen Gebilden, die den Hohlraum ausfüllen. Auch zwischen den Massen der abgestoßenen Samenfäden, im Bereich der krümeligen Einlagerungen finden sich größere und kleinere Lipoidtröpfchen, oft liegen sie so dicht beieinander, daß man den Eindruck gewinnt, als sei der ganze Hohlraum von ihnen angefüllt.

In seinem histologischen Bau unterscheidet sich dieser Hoden also recht wesentlich von einem Brunsthoden, zeigt er doch ein Verhalten, wie es für gewöhnlich nicht zur Beobachtung kommt. Zwar läßt sich noch deutlich erkennen, daß ursprünglich der gewöhnliche Bau vorlag, doch ist der Hoden schwer geschädigt und dadurch werden große Zellmassen abgestoßen. Vor allem sind alle Samenfäden aus dem Wandverband losgelöst, auch andere Zellen werden mit abgestoßen und füllen so das Innere der gewundenen Kanälchen aus. Das Bild ist ganz ähnlich wie das des Hodens einer Maus, die ein bis zwei Tage lang in einer Außenwärme von 37° gehalten wurde. Dadurch werden ja die Keimdrüsen sehr erheblich geschädigt, das Samenepithel wird größtenteils abgestoßen (1923 a und b). Ähnliche Vorgänge sehen wir bei dem hier geschilderten Tier also infolge der Mast auftreten, sie zeigen wieder sehr deutlich, in welch tiefgreifender Weise der Gesamtkörper und durch ihn

die Keimzellen durch überreichliche Nahrungszufuhr geschädigt werden. Daß es sich hier nicht um einen Einzelfall handelt, sondern um ein regelmäßiges Vorkommnis, beweisen die nächsten Befunde.

Es handelt sich um die beiden anderen Tiere dieser Versuchsreihe, die sich beide ganz gleich verhielten. Es genügt deshalb, wenn ich hier nur das eine ausführlich beschreibe.

Wie schon erwähnt, handelt es sich um ein zweijähriges Männchen, das bis Ende Oktober bei der Herde gehalten wurde. Am 28. X. kam es in die Anatomie, es wog 5650 g, war sehr mager und zeigte deutliche Anzeichen der Brunst. Das Glied war groß und ließ sich gut ausstülpen, im Ausfluß ließen sich Samenfäden nachweisen, allerdings nur wenig, ein Zeichen, daß die Samenbildung noch nicht voll im Gange war. Während der folgenden Wochen nahm das Tier noch erheblich ab, es war ungemein unruhig und rauflustig, vertrug sich mit anderen Gänserten überhaupt nicht und verfolgte dauernd die weiblichen Gänse mit seinen Liebesanträgen. Am 18. XI. 1922 untersuchte ich das Tier wieder. Diesmal konnte ich massenhaft lebhaft bewegliche Samenfäden nachweisen, als deutliches Zeichen dafür, daß jetzt die Geschlechtsreife voll eingetreten war. Am 20. und 21. XI. trat der Gänsert ein gleichfalls hochbrünstiges Weibchen, das am 26., 28. und 30. XI. je ein befruchtetes Ei ablegte. Ich betone diese Tatsachen ausdrücklich mit Rücksicht auf die später erhobenen Befunde. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß bei diesem Tier die Hoden in der zweiten Hälfte des Novembers ebenso groß waren und auch den gleichen histologischen Bau zeigten, wie auch sonst bei vollgeschlechtlich entwickelten Gänserten.

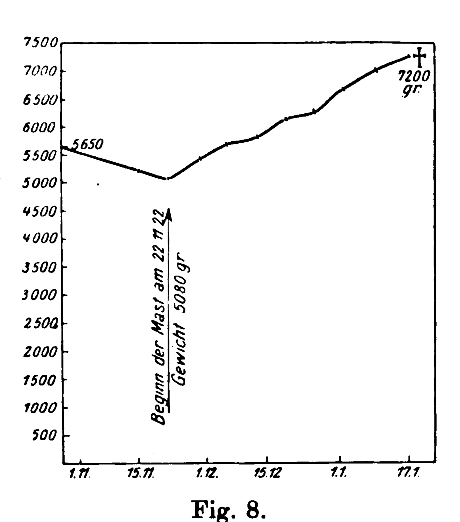


Fig. 8.
Gewichtskurve eines Gänserts, der gestopft wurde nachdem er hochbrünstig geworden war. Zeigt den bezeichnenden Gewichtsverlust der Vorbrunst und die Zunahme während der Mast.

Am 22. XI. 22 wog das Tier nur noch 5080 g, es zeigte demnach sehr deutlich den für die Vorbrunst bezeichnenden Gewichtsverlust. An diesem Tage wurde es abgesondert, in den Käfig gesteckt und gestopft. Es beruhigte sich verhältnismäßig rasch, ließ sich gutwillig füttern

und nahm auch von allem Anfang an leidlich an Gewicht zu. Textfig. 8 zeigt das Verhalten des Gewichtes. Die Zunahme steigerte sich sehr rasch, schon nach zehn Tagen wiegt der Gänsert so viel wie Ende Oktober, er hatte also den größten Teil des Vorbrunstgewichtsverlustes wieder eingebracht. Von da ab steigt die Kurve langsam und gleichmäßig an, eigentlich genau in der gleichen Weise wie bei einer Gans, die in der Zeit der Geschlechtsruhe gemästet wird. Dabei wurde das Tier ruhiger

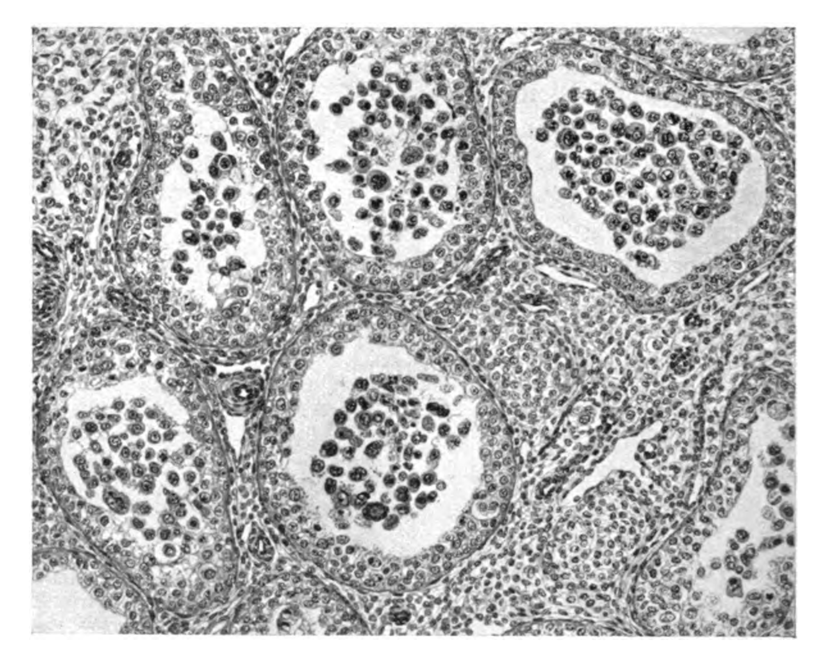


Fig. 9.
Schnitt durch den Hoden einer zweijährigen Gans, die hochbrünstig war und dann gemästet wurde. Infolge der Mast hatten sich beide Hoden zurückgebildet. Fixierung, Vergrößerung usw. wie bei Fig. 4.

und träger. Schon am 15. XII. brachte es, für kurze Zeit zur Herde zurückgebracht, weiblichen Tieren keine Aufmerksamkeit mehr entgegen. Es kümmerte sich auch nicht mehr um die Männchen, die ihm früher verhaßte Gegner waren. Am 17. I. 1923 wiegt es 7200 g, es hat also in zwei Monaten mehr als 2000 g zugenommen.

Schon bei der äußeren Untersuchung läßt sich feststellen, daß das Glied jetzt sehr klein ist, es läßt sich nicht mehr ausstülpen. Bei der Sektion zeigt es den Bau, wie sonst in der Zeit der Geschlechtsruhe. Der Befund an den übrigen Organen ist der, den man auch sonst bei einer

gutgemästeten Gans erheben kann. Die Samenleiter sind sehr dünn, auch sie verhalten sich wie bei einem nichtbrünstigen Tier.

Besonders auffallend ist der Befund an den Hoden, sie sind sehr klein, der rechte mißt 10,5 zu 5,0 mm, der linke 12,2 zu 6,0 mm, der Inhalt beträgt rechts 137 cmm, links 207 cmm, sie sind also nur um weniges größer als in der Zeit der Geschlechtsruhe. Schon diese Tatsache lehrt, daß sich die Hoden während der Mast zurückgebildet haben, unwiderleglich geht dies aus dem histologischen Verhalten hervor.

Im Schnitt (Textfig. 9) erkennt man, daß die Kanälchen wesentlich dünner sind als beim Brunsthoden, ihr Durchmesser beträgt nur 120 bis 180 μ. Die Eigenhaut ist deutlich, erscheint aber nicht verdickt, sie ist in ihrem Inneren ausgekleidet von einer doppelten bis höchstens dreifachen Zellschicht, deren einzelne Gebilde untereinander fast ganz gleich sind. Es handelt sich durchweg um unentwickelte Ursamenzellen, nur selten erkennt man unter ihnen vereinzelte größere Spermatogonien, nirgends aber Spermatozyten oder andere Samenbildungszellen. Die Zellgrenzen sind deutlich, scharf setzen sich die einzelnen Zellen voneinander und ganz besonders vom Kanälchenhohlraum ab. Dieser hebt sich deshalb auch ganz besonders deutlich hervor, nur selten findet man im Wandbelag Bilder, wo drei bis sechs, manchmal auch mehr Zellen, miteinander verschmolzen sind; die Kerne zeigen dann meist kein besonderes Verhalten, nur liegen sie sehr dicht gedrängt in einer meist recht kleinen Plasmamasse. Die überwiegende Menge der die Wandung bekleidenden Zellen besitzen runden oder längsovalen, bläschenförmigen Kern, mit deutlichem Häutchen, gut erkennbarem Gerüst und vielfach einem oder mehreren echten Kernkörperchen. Man mag sie auch nach der Bezeichnung von SCHINZ und SLOTOPOLSKY (1924) »Sertolizellen« benennen. Zugrundegehende Zellen sind im Bereiche des Wandbelages nur selten. Dagegen finden sich solche in großer Menge im Innern der Kanälchen, das vielfach mit abgestoßenen Zellen ganz angefüllt ist. Dabei liegen die meisten Zellen hier einzeln, sie sind durch mehr oder weniger große Zwischenräume voneinander getrennt und setzen sich sehr scharf von dem, im übrigen hell und strukturlos erscheinenden Kanälchenhohlraum ab. Samenfäden sind nirgends zu erkennen. Sonst findet man aber alle Formen der Samenbildungszellen in mehr oder weniger gut erhaltenem Zustand vor. Massenhaft Spermatozyten, in denen zum Teil noch die Chromosomen zu erkennen sind, dann vor allem Spermatiden und Spermatogonien. Vielfach trifft man auch hier auf mehrkernige Gebilde, zwei, drei oder noch mehr Zellen sind untereinander verschmolzen, manchmal, allerdings verhältnismäßig selten, sieht man auch größere

Riesenzellen. An einzelnen Stellen liegen auch stark veränderte Samenfäden teils einzeln, teils zu mehreren miteinander verklumpt in den Kanälchen, doch sind solche Bilder recht selten.

Im Gegensatz zu den stark zurückgebildeten Kanälchen erscheint das Zwischengewebe nicht unbeträchtlich vermehrt, allerdings mag diese Vermehrung auch hier wieder zum größten Teil vorgetäuscht sein. Dazu kommt noch, daß seine Menge teilweise noch größer erscheint, weil sich die flächenhaft getroffenen Teile der Kanälchen nicht deutlich abgrenzen lassen. Das Zwischengewebe ist sehr reich an Blutgefäßen, von denen einzelne sehr dicke Wandungen besitzen, daneben finden sich aber auch sehr weite, mit Blut gefüllte Räume, die nur von einer Eigenhaut und einer ganz schwachen Muskellage umgeben sind. Die einzelnen Zwischenzellen zeigen den gewöhnlichen Bau, es finden sich viele länglich-spindelige, mit längsovalem Kern und schmalem Plasmaleib, dann auch alle möglichen anderen Formen, unter ihnen auch die bezeichnenden LEYDIGschen Gebilde mit runden, bläschenförmigen Kernen und viel eckigem Plasmaleib, der prall mit osmierbaren Körnern gefüllt ist. Vergleicht man allerdings diese Zwischenzellen mit denen eines in der Zeit der Geschlechtsruhe gemästeten Tieres, so fällt auf, daß in der Größe des Kernes zwar kein Unterschied besteht, sondern nur in der Ausbildung des Plasmaleibes. Dieser ist nämlich bei den in der Geschlechtsruhe gemästeten Gänsen bei weitem größer als bei dem hier beschriebenen Tier, wie ein Vergleich der Textfig. 2 mit Textfig. 9 ohne weiteres lehrt. Ich werde darauf noch zurückkommen.

Alles in allem zeigt der Hoden ungefähr das Bild, wie wir es sonst in der Nachbrunst zu sehen gewohnt sind, also in der Zeit, in der er sich physiologischer Weise zurückbildet. Das Tier wurde Mitte des Monats Januar getötet, also gerade in der eigentlichen Brunst oder wenigstens Vorbrunst, in der physiologischerweise sonst die stärkste Samenbildung stattfindet. Durch den schädigenden Einfluß der Mast war hier also das natürliche Verhalten der Keimdrüsen gerade in das Gegenteil verwandelt worden. Es entstand nicht nur kein neuer Samen mehr, sondern die Hoden bildeten sich sogar zurück.

Deutlicher als hier kann wohl überhaupt nicht mehr der vernichtende Einfluß überreichlicher Ernährung gezeigt werden. Es könnte höchstens noch der Einwand gemacht werden, durch die Mast sei in diesem Falle die Nachbrunst früher herbeigeführt worden und zwar bei einem Tier, das an und für sich sehr früh im Jahre geschlechtsreif geworden war, bei dem also viel Aussicht bestand, daß ein solcher Versuch gelinge.

d) Die Wirkung von Mast oder Hunger.

Um einen solchen Einwand von vornherein zu entkräften, führte ich im Jahre 1924 weitere Versuche aus, in denen ich mir die Tatsache zunutze machte, daß Gänse, die in der Vorbrunst durch Mast unfruchtbar geworden waren, noch geschlechtsreif werden können, wenn das Stopfen rechtzeitig unterbrochen wird. Gelang das Nämliche auch bei einem Tier, das wie das eben beschriebene erst unfruchtbar gemästet wurde, nachdem es schon geschlechtsreif geworden war, so war dadurch der gewöhnliche kreisförmige Ablauf der Brunst in einem Jahre zweimal wiederholt worden und es konnte gleichzeitig bewiesen werden, daß die Mast nicht einfach eine verfrühte physiologische Hodenrückbildung bedingt, sondern tatsächlich eine ungemein schwere, außergewöhnliche Schädigung bewirkt hatte.

Zu den hierher gehörigen Versuchen wurden wieder sechs zweijährige männliche Gänse verwendet, durchwegs sehr kräftige, starke Tiere. Ich bekam sie zwischen dem 15. und 24. XI. 1924, sie wurden von den Bauern als hochbrünstig abgegeben. Die Untersuchung zeigte auch bei allen, daß die Samenbildung voll im Gange war, das große Glied ließ sich leicht ausstülpen, im Ausfluß waren massenhaft gutbewegliche Samenfäden.

Zwischen dem 18. XI. 24 und dem 4. XII. 24 begann ich bei ihnen mit der Mast. Bei Beginn des Versuches wogen die Tiere durchschnittlich 5250 g. In den ersten Tagen gingen zwei Gänse zugrunde, die übrigen paßten sich gut an, beruhigten sich, und nahmen auch an Gewicht zu. Am 18. I. 25 tötete ich eines der Tiere, die Hoden waren klein und zeigten das nämliche Bild, wie ich es soeben beschrieben habe, als deutlichen Beweis dafür, daß der Versuch auch in diesem Falle geglückt war. Das Glied war so klein, wie sonst in der Zeit der Geschlechtsruhe. Es ließ sich auch bei den übrigen Versuchstieren nicht mehr ausstülpen, auch bei ihnen hatten sich demnach, der Schluß ist wohl berechtigt, die Hoden und mit ihnen die peripheren Geschlechtsmerkmale zurückgebildet.

Am 18. I. 25 wurden die Gänse zur Herde gelassen und nicht mehr gestopft. Bei allen stellte sich starker Gewichtsverlust ein, sie hielten sich in den ersten Tagen sehr ruhig, wurden aber bald rauflustig und bekümmerten sich um die Weibchen. Mitte Februar konnte ich bei allen das Glied ausstülpen, am 21. II. Samen nachweisen, vom 20. II. ab traten sie weibliche Tiere. Die von diesen abgelegten Eier waren nicht befruchtet. Am 26. II. tötete ich einen der Gänserte, er wog 5200 g, die Hoden waren fast ebenso groß, wie auch sonst in der Brunst und zeigten histologisch

das gewöhnliche Bild des volltätigen Testikels, allerdings fanden sich auch hier wieder zahlreiche geschädigte, unreif abgestoßene Zellen.

Die letzten beiden Tiere will ich noch ausführlicher schildern. Der eine der beiden Gänserte war besonders kräftig, er wog am 4. XII. 24 5500 g und war vollkommen geschlechtsreif. Er vertrug die Mast gut, nahm auch gut zu, so daß sein Gewicht am 18. I. 25. 7300 g betrug (Fig. 10). Jetzt war der Gänsert steril, das Glied ließ sich nicht mehr ausstülpen und die an den Prüftieren festgestellten Erscheinungen berechtigen ja zu dem Schluß, daß sich auch bei ihm als Folge der Mast die Hoden

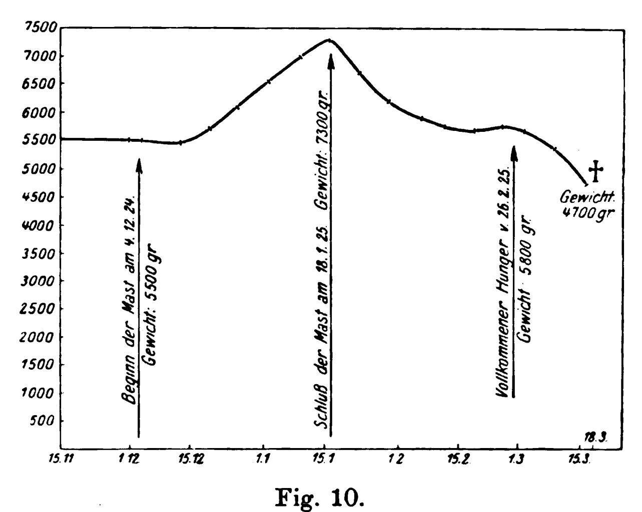


Fig. 10.

Gewichtskurve einer Gans, die nach Eintritt der Geschlechtsreife gemästet wurde, dann wurde mit der Mast ausgesetzt; später erhielt das Tier überhaupt nichts mehr zu fressen.

vollkommen zurückgebildet hatten. Nunmehr wird mit der Mast ausgesetzt, das Tier nimmt anfangs stark, dann weniger stark ab, nach gut vier Wochen beträgt das Gewicht nur noch 5800 g, ist also nur noch unwesentlich höher als zu Beginn des Versuches. Nunmehr erhält der Gänsert überhaupt nichts mehr zu fressen. Er wird wieder im Käfig gehalten, täglich nur einmal kurze Zeit ins Freie gelassen. Sein Gewicht sinkt jetzt wieder wesentlich rascher, das Allgemeinbefinden leidet aber in keiner Weise, das Tier bleibt unruhig und rauflustig, verfolgt weibliche Gänse und tritt sie auch. Am 18. III. 25, nach zwanzigtägigem vollkommenem Hunger wird der Gänsert getötet. Das Gewicht beträgt 4700 g. Das Glied ist groß, gut ausstülpbar, im Ausfluß sind reichlich Samenfäden vorhanden. Trotz des langen Fastens hat der Gänsert noch ziemlich viel Fett, sowohl unter der Haut, als auch im Gekröse.

Die Hoden sind groß und prall, wie auch sonst beim hochbrünstigen Tier, die Maße betragen rechts 21,0 zu 15,6 mm, links 33,0 zu 19,0 mm, der Inhalt beträgt rechts 2600 cmm, links 4900 cmm. Hinsichtlich ihrer Größe stehen die Hoden also hinter denen eines hochbrünstigen Gänserts zurück. Dies ist besonders beachtenswert, da es sich hier um ein sehr starkes Tier handelt. Immerhin sind die Testikel aber nach der Zeit zwanzigtägigen Hungers noch größer als bei der oben erwähnten Gans, die nicht gehungert hatte.

Im histologischen Schnitt lassen sich keine Besonderheiten erkennen, hier ergibt sich das gewöhnliche Bild des volltätigen Hodens. Die Kanälchen sind bis zu 300 μ weit, zeigen also auch in dieser Hinsicht nichts Außergewöhnliches, die Zellen der Wandbekleidung liegen in acht- bis zehnfacher Schicht, überall findet rege Zellbildung statt; zu innerst finden sich zahlreiche, reife Samenfäden, zum größten Teil in der bezeichnenden, büschelförmigen Anordnung. Der Hohlraum ist an einzelnen Stellen sehr weit, das ist der einzige Umstand, durch den sich dieser Hoden vielleicht, abgesehen von der Größe, von einem gewöhnlichen Brunsthoden unterscheidet. Zumeist sind die Hohlräume vollkommen leer und nur selten finden sich in ihnen reife Samenfäden, ganz vereinzelt auch unreif abgestoßene Samenbildungszellen; ein Befund, der ja bei längerem Suchen in jedem Hoden erhoben werden kann. Daneben erkennt man an einzelnen Stellen im Inneren der Kanälchen aber auch verklumpte Samenfäden, besonders im rechten Hoden konnte ich mehrere große Spermagglutinate erkennen, des weiteren auch abgestoßene Spermatiden und einzelne Spermatidenklumpen.

Das Zwischengewebe ist in ziemlich großer Menge vorhanden, es soll weiter unten noch ausführlich geschildert werden, hier sei nur erwähnt, daß es sich nicht wesentlich vom Zwischengewebe eines gewöhnlichen, hochbrünstigen Gänserts unterscheidet.

Das Verhalten dieses Tieres hat zunächst den Beweis geliefert, daß die durch die Mast hervorgerufene Rückbildung nicht einfach eine frühzeitig aufgetretene Nachbrunst darstellt, es handelt sich bei ihr vielmehr um eine krankhafte, durch die übermäßig starke Ernährung gesetzte, außergewöhnliche Rückbildung der Hoden. Doch kann im Verlaufe der gleichen Fortpflanzungszeit nochmals Samenbildung eintreten, die Hoden können sich noch einmal voll entwickeln, wenn die schädigenden Einflüsse, in diesem Fall die Mast, beseitigt werden. Wie groß die Mengen überflüssiger Nährstoffe sind, die im Körper des Tieres angehäuft waren, mag aus der Tatsache hervorgehen, daß der Gänsert zwanzig Tage

lang vollkommen gehungert hatte, ohne den geringsten Schaden zu nehmen.

Zum Schluß sei noch der Gänsert besprochen, dessen Gewichtsverhalten die in Textfig. 11 wiedergegebene Kurve zeigt, er gehört zu der nämlichen Versuchsreihe wie der vorige, er war hochbrünstig, wog am 18. XI. 24 5100 g und wurde von diesem Tage an gestopft. Er benahm sich dabei von allem Anfang an sehr gut, sein Gewicht stieg dementsprechend. Es betrug am 18. I. 25 7100 g, das Tier war jetzt steril, das Glied war ganz klein, es konnte nicht mehr ausgestülpt werden. Nunmehr wurde auch hier die Mast ausgesetzt, es folgte der bezeichnende Gewichts-

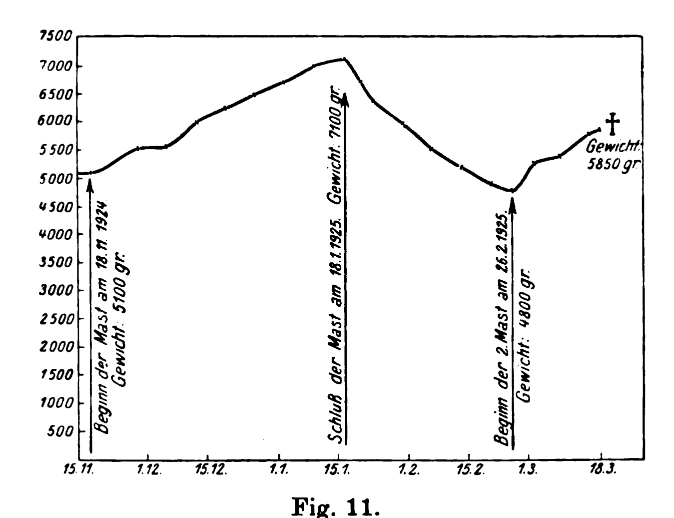


Fig. 11.
Gewichtskurve einer Gans, die nach Eintritt der Geschlechtsreife gemästet wurde, dann wurde mit der Mast ausgesetzt, später abermals gestopft.

abfall mit den entsprechenden Begleiterscheinungen, am 26. II. 25 wog der Gänsert noch 4800 g, er war jetzt also leichter als bei Beginn des Versuches, die peripheren Geschlechtsmerkmale waren gut entwickelt, der Geschlechtstrieb mäßig stark ausgebildet, das Glied groß, konnte gut ausgestülpt werden, es ließen sich gutbewegliche Samenfäden nachweisen.

Vom 26. II. 25 an wurde der Gänsert abermals gemästet, er nahm dies mit der ihm eigenen Ruhe hin; sein Gewicht vergrößerte sich auch. Am 10. III. 25 konnte das Glied noch ausgestülpt werden, es war aber wesentlich kleiner als früher, in dem spärlichen Ausfluß ließen sich noch gutbewegliche Samenfäden nachweisen. Am 18. III. 25 war das Glied so klein, daß es kaum noch ausgestülpt werden konnte, es gelang auch nicht mehr Samenflüssigkeit zu gewinnen. Da sich der Gänsert jetzt

um weibliche Tiere kaum mehr kümmerte, so tötete ich ihn, um das Verhalten der Hoden kennen zu lernen. Schlachtgewicht 5850 g, der Gänsert hatte also in 20 Tagen über 1000 g zugenommen, in der gleichen Zeit, wo das eben besprochene Hungertier einen Gewichtsverlust von 1100 g aufzuweisen hatte.

Das Glied ist klein, es entspricht etwa der Mitte der Vorbrunst, desgleichen sind auch die Hoden klein, wesentlich kleiner als bei dem Hungertier. Die Maße betragen rechts 17,5 zu 11,8 mm, links 25,0 zu 16,8 mm, der Rauminhalt beträgt demnach rechts 1270 cmm, links 3700 cmm, er ist also wesentlich geringer als bei der vorbeschriebenen Hungergans oder gar bei einem Gänsert auf der Höhe der Brunst.

Die Untersuchung im Mikroskop zeitigte folgendes Ergebnis: Die Kanälchen haben 200 bis 250 μ Durchmesser, sie sind also etwas enger als sonst bei hochbrünstigen Gänsen, der Hohlraum ist weit. Die Eigenhaut ist fein und zart, ihr angelagert liegen 5 bis 8 Schichten von Zellen, zu äußerst Ursamenzellen und unentwickelte Zellen, dann Spermatozyten in allen Zuständen der Teilung, reichliche Reifungsteilungen und schließlich eine dichte Lage von Spermatiden, die sich zu Samenfäden umwandeln. Reife Samenfäden finden sich dagegen nur verhältnismäßig wenig, fast nirgends erkennt man schöne Büschel, sondern nur einzelne oder kleine Gruppen von Spermatozoen. Dagegen findet man auffallend viele Spermatiden, die einen außergewöhnlichen Bau zeigen, deutlich in Rückbildung begriffen sind. Mit dieser Tatsache steht auch im Einklang, daß man im Hohlraum der Kanälchen sehr zahlreichen abgestoßenen Spermatiden begegnet, die teils einzeln liegen, teils aber zu mehreren verklumpt die bezeichnenden Riesenzellen bilden. Alle tragen Zeichen des beginnenden oder fortgeschrittenen Zerfalles. Es erscheint mir noch wichtig zu erwähnen, daß bei dieser Gans auch im Nebenhoden, der sonst beim Vogel doch fast immer leer ist, reichlich Samenfäden und vor allem massenhaft abgestoßene Spermatiden liegen.

Das Zwischengewebe ist auch hier sehr reich an Blutgefäßen und zweifellos relativ reichlicher als sonst beim hochbrünstigen Gänsert und auch reichlicher als bei dem vorbeschriebenen Tier. Neben den einfach spindelförmigen Zwischenzellen finden sich hier auch viele von der vollausgebildeten Form, mit großem runden Kern und zum Teil recht großem Plasmaleib. Auch hier ist das ganze Zwischengewebe voll gepfropft mit Sudan III gefärbten Körnchen, die einzelnen Tropfen erreichen zum Teil recht erhebliche Größe. In den Kanälchen zeigen die osmierbaren Massen die gewöhnliche, schon oft geschilderte Verteilung, sie sind im Wandbelag nicht in größerer Menge vorhanden als sonst, wohl

aber im Inneren des Kanälchenhohlraums an allen den Stellen, wo größere Massen abgestoßener Zellen liegen.

Bei diesem Tier handelt es sich also um kleine Hoden, die offenkundig in der Samenbildung geschädigt sind. Das histologische Bild erinnert an die Verhältnisse, die ich schon weiter oben bei der einen Mastgans geschildert habe, ein Schnitt ist in Textfig. 6 abgebildet. Allerdings sind bei dem jetzt geschilderten Gänsert die Rückbildungsvorgänge nicht so stark wie dort, vielmehr werden bei ihm noch neue Spermatozoen gebildet, sie reifen auch heran, durchlaufen zum größten Teil die beiden Reifeteilungen, die Mehrzahl der Spermatiden entwickelt sich aber nicht zu reifen Samenfäden, sondern geht zugrunde. Wir sehen also auch hier wieder die Erscheinung, daß die höchstentwickelten Zellen zuerst den Schädigungen zum Opfer fallen, die den Gesamtkörper treffen, während die weniger entwickelten, vor allem Spermatozyten und Spermatogonien, viel widerstandsfähiger sind. Offenbar hatte die Mast bei diesem Tier noch nicht lange genug gedauert, um die Samenbildung vollständig zum Stillstand kommen zu lassen.

Die beiden zuletzt geschilderten Gänserte zeigen sehr deutlich, daß es im Versuch möglich ist, im Verlaufe einer Fortpflanzungszeit die Hoden eines Gänserts zweimal voll zur Entwicklung gelangen zu lassen. Die in der Zeit der Geschlechtsruhe kleinen Hoden hatten sich bei beiden Tieren im Herbst herangebildet, reife Samen waren in ihnen entstanden, die peripheren Geschlechtsmerkmale hatten sich voll entwickelt. Unter dem Einfluß der den Gesamtkörper schädigenden Mast bildeten sich dann in der Zeit vom 18. XI. bis zum 18. I., also während der eigentlichen Vorbrunst die Hoden wieder zurück, sie machten also, geradeso wie bei dem oben geschilderten Tier, in diesem Zeitabschnitt genau den umgekehrten Entwicklungsgang durch, den sie sonst in dieser Jahreszeit zu durchlaufen pflegen. Als die Mast aussetzte, entwickelten sich die Hoden und mit ihnen die übrigen, der Paarung[1] dienenden Organe von neuem und zwar

[1] Unter Paarung verstehe ich stets den Geschlechtsakt selbst, der Begriff deckt sich also mit dem Begriff Begattung. Eigentlich ist es überflüssig, dies in einer wissenschaftlichen Arbeit zu betonen, allein ich sehe mich dazu veranlaßt weil Fräulein Agnes Bluhm (1924) in einer begeisterten, gegen mich gerichteten Streitschrift mir vorwirft, daß ich den Unterschied zwischen Begattung und Paarung nicht kenne. Ich muß offen gestehen, daß dies wirklich der Fall ist; allein nicht nur ich kenne keinen Unterschied zwischen beiden Begriffen, sondern auch andere Forscher müssen sich denselben Vorwurf gefallen lassen und zwar einzig und allein deshalb, weil es keinen Unterschied zwischen

wieder vollkommen. Jedenfalls waren die Tiere imstande, den Geschlechtsakt auszuüben, daß sie dabei nicht oder wenigstens nur schlecht befruchteten, zeigt, daß die Samenfäden doch noch geschädigt waren. Bei der zuletzt geschilderten Gans setzten dann unter dem Einfluß der erneuten Mast abermals rückbildende Vorgänge an den Keimdrüsen ein, allerdings nicht so stark, wie ich sie in besonders günstigen Fällen beobachten konnte. Vielleicht war das Tier jetzt etwas abgestumpft, wahrscheinlich war aber die Dauer des letzten Mastversuches zu kurz. Wären die Tiere nicht getötet worden, so hätten sich bei ihnen die Hoden in der Nachbrunst ebenso wie bei allen anderen Gänsen auch wieder zurückgebildet.

e) Zusammenfassung der Ergebnisse der Mastversuche an männlichen Gänsen.

In den bisher mitgeteilten Versuchen konnte ich also meine, im ersten Teil dieser Arbeit geschilderten Beobachtungen noch erweitern. Fasse ich die Ergebnisse aller bisher von mir an männlichen Gänsen ermittelten Tatsachen zusammen, so komme ich zu folgenden Schlüssen.

Die Hausgans ist periodisch brünstig. Junge Tiere treten im Dezember und Januar in die Vorbrunst ein, Mitte Februar, spätestens Anfang März sind sie hochbrünstig. Die eigentliche Fortpflanzungszeit dauert bei diesen jungen Tieren nur kurz, schon Ende März ist sie gewöhnlich beendet und dann bilden sich die Hoden wieder auf einen, den jugend-

---

Begattung und Paarung gibt. Dies geht aus allen wissenschaftlichen Arbeiten hervor, die mit diesen Begriffen arbeiten, ich verweise hier nur auf die Tatsache, daß in dem grundlegenden Werk von MEISENHEIMER (1921) »Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche« kein Unterschied zwischen Begattung und Paarung gemacht wird, wie schon ein Blick auf das Inhaltsverzeichnis lehrt. Auf S. 878 ist dort deutlich zu lesen **Paarung** s. Begattung.

Leider verrät Fräulein AGNES BLUHM dem Leser auch in ihrer Streitschrift nicht, was für einen geheimnisvollen Unterschied sie zwischen den beiden gleichbedeutenden Begriffen annimmt. Ihre Ausführungen gipfeln in dem schönen Satz: »Nun ist STIEVE hierbei eine kleine Begriffsverwechslung unterlaufen, es handelt sich bei den 62% (163 von 263) nicht um »**Begattungen**«*), sondern um »Paarungen«, zwei recht verschiedene Dinge, ähnlich verschieden wie z. B. die Begriffe »Polemik« und »Blamage««. Die Mahnung GOETHES »Geh den Weibern zart entgegen« verbietet mir, diesen neckischen Vergleich nunmehr, da ich gezeigt habe, daß kein Unterschied zwischen Begattung und Paarung besteht, auf die Polemik anzuwenden, die Fräulein AGNES BLUHM in so liebenswürdiger Weise gegen mich richtet.

---

*) Im Urtext gesperrt gedruckt.

lichen Verhältnissen ganz ähnlichen Zustand zurück und verharren in ihm bis zur nächsten Vorbrunst. Diese tritt bei zwei- und mehrjährigen Tieren oft schon früher ein, im November, ja sogar schon im Oktober, und solche Tiere sind vielfach schon Ende November, anfangs Dezember hochbrünstig und können sich schon da fortpflanzen. Besonders wenn der Herbst sehr warm ist und der Winter spät einsetzt, beobachtet man diese Erscheinung sehr häufig. Zweifellos aber stellt sie etwas Außergewöhnliches, einen Erfolg der Haustierwerdung (Domestikation) dar. Im Freien lebende, wilde Gänse können sich nur im Frühjahr fortpflanzen, würden sie im Dezember und Januar Eier legen, so könnten sie diese entweder überhaupt nicht ausbrüten, oder aber, die in der kalten Jahreszeit geschlüpften Jungen würden ohne weiteres zugrunde gehen. Nur unter der Pflege durch den Menschen können solche Wintergänse aufgezogen werden; wir sehen auch hier wieder den Einfluß, den das Stalleben und die geregelte Fütterung gerade auf die Geschlechtstätigkeit der Haustiere ausübt. Manche Gans, die sehr früh im Jahre fortpflanzungsfähig wird, schreitet in einem Jahre zu zwei Bruten und solche Tiere sind deshalb für den Züchter besonders wertvoll. Bei den männlichen Tieren erstreckt sich dann die Fortpflanzungszeit nicht nur auf wenige Wochen, sondern auf mehrere Monate und solche Gänserte waren für meine Versuche sehr wertvoll.

Wird einer männlichen Gans Nahrung in großer Menge zwangsweise einverleibt, so setzt sie Fett an. Dessen Menge hängt im allgemeinen ab von der Menge der zugeführten Nahrung, dann aber auch von dem Maße, in dem die Bewegung des zur Mast verwendeten Tieres eingeschränkt wird, des weiteren auch von der Veranlagung der betreffenden Rasse und ganz besonders vom Zustand der Keimdrüsen. Die ersten beiden Punkte bedürfen keiner besonderen Besprechung. Ist es doch klar, daß unter sonst gleichen Bedingungen ein Tier um so mehr Fett ansetzt, je mehr überschüssige Nahrung ihm zugeführt wird und je weniger es selbst dabei verbraucht. Daß die Menge der zugeführten Nahrung nicht unbeschränkt groß sein darf, sondern stets in einem gewissen Verhältnis zur Aufnahmefähigkeit und Leistungsfähigkeit des Magendarmkanals stehen muß, ist ebenfalls klar; des weiteren ist es auch zu verstehen, daß ein Tier, das sich sehr ruhig hält und deshalb nicht so viel verbraucht, unter sonst gleichen Bedingungen mehr Fett ansetzt, als ein anderes, das viel herumläuft oder sich anderweitig reichlich bewegt.

Unabhängig von diesen beiden Punkten, die zu regeln ja eine Hauptaufgabe der richtigen Versuchsanordnung ist, sehen wir aber, daß keineswegs jede Gans sich in gleicher Weise zur Mast eignet. Hier bestehen zunächst rassemäßige, also bei ganzen Gruppen einer Tierart vererbte

Unterschiede. Es ist ja bekannt, daß die Tierzüchter nicht nur Mastrassen und solche unterscheiden, die nur schwer Fett ansetzen, sondern auch Unterschiede zwischen guten und schlechten Futterverwertern innerhalb der einzelnen Rassen kennen. Hier handelt es sich eben um — ich will einen jetzt sehr viel gebrauchten Ausdruck anwenden — konstitutionelle Unterschiede, die in der ganzen Anlage des einzelnen Lebewesens begründet sind. Auch wenn, wie dies ja in den meisten meiner Versuche der Fall war, immer nur Tiere der gleichen Rasse verwendet werden, beobachtet man beim Stopfen doch recht erhebliche Verschiedenheiten. Manche Gänse bleiben von allem Anfang an ruhig in den kleinen Käfigen und nehmen die Nudeln gut und willig auf. Dies sind meist Tiere, die dann rasch und gleichmäßig Fett ansetzen; andere Gänse toben in den Käfigen herum, sträuben sich gewaltig beim Stopfen, sie sind immer unruhig und bösartig und diese Tiere nehmen gewöhnlich nur schlecht, in der ersten Zeit oft gar nicht an Körpergewicht zu. Selbstverständlich mußte ich auch bei meinen Versuchen mit solchen Unterschieden rechnen und nach einiger Übung konnte der Diener, der die Gänse stopfte, schon nach den ersten Masttagen mit Sicherheit voraussagen, welche von den Gänsen gut und welche schlecht zunehmen würden. Besondere Erfahrungen in dieser Hinsicht besitzen gewöhnlich die Geflügelwärter in größeren Gütern. Ich habe sie mir in den letzten Jahren insofern zunutze gemacht, als ich solche Wärter bat, mir aus ihrem Vorrat besonders zur Mast geeignete Gänse zu überlassen und bin dabei stets gut gefahren.

Die größten Unterschiede im Verhalten der männlichen Gänse bei der Mast sind aber durch den Entwicklungszustand der Hoden bedingt. Darauf habe ich ja schon im ersten Teil der Arbeit eingehend hingewiesen, ich kann mich deshalb hier kurz fassen. Im allgemeinen gelingt es stets eine männliche Gans in der Zeit der Geschlechtsruhe zu mästen, also dann, wenn die Hoden sehr klein sind und keinen Samen hervorbringen. Die Tiere gewöhnen sich dann sehr rasch an die engen Käfige und bei einem vorsichtigen Wärter kommen kaum Verluste vor. Als Folge der Mast werden die Hoden der Tiere geschädigt, es sammelt sich sehr viel Fett im ganzen Körper an, das Zwischengewebe vermehrt sich beträchtlich, wo hingegen die Keimzellen in ihrer Entwicklung gehemmt sind. Aus diesem Grunde sind gemästete Gänserte für kürzere oder längere Zeit steril. Wird aber die Mast in einem Zeitpunkt abgebrochen, in dem sich sonst bei andern Gänsen die Hoden entwickeln oder aber vollentwickelt sind, so kann es auch bei diesen Tieren noch zur Samenbildung kommen, auch sie können dann noch brünstig werden. Aber selbst wenn sie die

Geschlechtsreife erlangen sind sie wenig zur Zucht geeignet, sie treten schlecht und befruchten schlecht oder gar nicht. Dies bestätigen nicht nur meine Versuche, sondern die alten Erfahrungen der Tierzüchter.

Hat aber die Vorbrunst einmal begonnen, die Samenbildung eingesetzt, dann gelingt es nur sehr schwer, eine männliche Gans zu mästen. Im Beginn des Versuches gehen sehr viele der Tiere infolge der Aufregung zugrunde, die überlebenden nehmen gewöhnlich nicht an Gewicht zu, doch wird bei ihnen durch die reichliche Nahrungszufuhr der gewöhnliche Gewichtsverlust der Vorbrunst, der etwa $^1/_4$ des Körpergewichtes beträgt, verhindert und gleichzeitig wird die Hodenentwicklung beschleunigt, weshalb die Hochbrunst bei solchen in der Vorbrunst gestopften Gänsen rascher eintritt als gewöhnlich.

Werden besonders zum Fettansatz neigende, ruhige Tiere in der Vorbrunst gestopft, nachdem sich an ihnen die ersten Zeichen der beginnenden Entwicklung gezeigt haben, so kann es manchmal doch noch zum Fettansatz kommen, die Tiere können dabei, manchmal sogar erheblich an Gewicht zunehmen. Sie verhalten sich dann also gerade entgegengesetzt wie sonst in der Vorbrunst. In diesem Fall lassen die Hoden aber Schwerstschädigungen erkennen, sie bleiben klein, die Samenbildung ist ganz unvollkommen, man beobachtet zwar Zellteilungen unter den Spermatogonien, Spermatozyten wachsen heran und teilen sich, auch Präspermatiden und Spermatiden, selbst vereinzelte Samenfäden kann man erkennen, doch wird die überwiegende Mehrzahl der in den Hoden neu entstehenden Zellen unreif abgestoßen, sie verklumpen und gehen zugrunde. Hier kämpft also der sich entwickelnde Hoden gewissermaßen mit den schädigenden Einflüssen der Mast, es werden in ihm stets neue Zellen gebildet, diese werden während ihrer ganzen Entwicklung geschädigt und reifen deshalb nicht aus. Dementsprechend entwickeln sich auch die peripheren Geschlechtsorgane nur mangelhaft, die Tiere sind praktisch steril, ungeachtet der Tatsache, daß in ihren Hoden noch Samenfäden entstehen, die für unsere Untersuchungen »normal gebaut« erscheinen.

Zeigen schon diese Tatsachen sehr deutlich, wie ungemein schädlich die Mast auf die Hoden einwirkt, so geht der vernichtende Einfluß der überreichen Nahrungszufuhr noch viel deutlicher aus dem Verhalten derjenigen Gänserte hervor, bei denen die Mast erst begonnen hatte, nachdem die Tiere geschlechtsreif waren. Bei ihnen konnte ich in mehreren Fällen die Hoden vollkommen zur Rückbildung bringen, in der gleichen Weise wie dies sonst nur in der Nachbrunst, also in einer viel späteren Zeit des Jahres möglich ist. Weitere Versuche haben dann deut-

lich gelehrt, daß hier nicht einfach die physiologische Rückbildung früher einsetzt als gewöhnlich, sondern sie haben gezeigt, daß es sich wirklich um eine außergewöhnliche Schädigung handelt. Setzt man nämlich bei solchen, auf der Höhe der Fortpflanzungstätigkeit durch die Mast sterilisierten Gänsen mit dem Stopfen aus, sobald die Hoden ganz zurückgebildet sind, so entwickeln sie sich im gleichen Jahr noch einmal, es gelingt dann also einen Gänsert in einem Jahre zweimal brünstig werden zu lassen.

Zunächst scheinen sich die Ergebnisse aller dieser Versuche in mancher Hinsicht zu widersprechen, erscheint es doch merkwürdig, daß in einem Falle gerade während der Vorbrunst durch die reichliche Nahrungszufuhr die Entwicklung der Hoden beschleunigt wird, dann nehmen die Tiere allerdings nicht zu, im anderen Fall aber bewirkt gerade in dieser Zeit die Mast eine besonders schwere Schädigung der Keimdrüsen und dann nehmen die Tiere an Gewicht zu. Das eine läßt sich jedenfalls aus allen diesen Versuchen ersehen, reichliche Keimzellenbildung und starker Fettansatz schließen sich gegenseitig aus. Entweder die Keimzellenbildung wird in mehr oder weniger deutlicher Weise gehemmt, beziehungsweise ganz unterbrochen oder aber die Tiere nehmen nicht an Gewicht zu, sondern werden leichter oder halten sich bei sehr starker Nahrungszufuhr gerade auf ihrem Gewicht. Diese Tatsachen lassen sich ohne weiteres verstehen, wenn man berücksichtigt, daß die Hoden bei der Samenbildung weit mehr Stoffe verbrauchen als rein räumlich gedacht zum Aufbau der tatsächlich neu entstandenen Zellen notwendig sind. Dieser ungeheuer starke Stoffumsatz ist eine Eigenschaft jedes jungen, rasch wachsenden Gewebes, sie kommt, wie ich schon früher gezeigt habe, nicht nur den männlichen Keimdrüsen, sondern auch anderen Gebilden zu, so besonders den rasch wachsenden, bösartigen Geschwülsten und dem Keimling und wachsenden Kinde. Dabei vermehren sich die Zellen in den Hoden so lange und raffen alle für sie erreichbaren Nahrungsstoffe zusammen, bis sie durch die überreichliche Nahrungszufuhr so schwer geschädigt sind, daß die Neubildung unterbleibt. Wie lange diese Schädigung anhält, ist für die einzelnen Tiere verschieden.

f) Das Zwischengewebe.

α) Die gewöhnlichen Veränderungen im Verlaufe der Entwicklungsvorgänge.

Anschließend an die eben geschilderten Ergebnisse der Versuche will ich hier nochmals das Verhalten des Zwischengewebes ausführlich

schildern, denn gerade bei diesen Masttieren läßt sich besonders deutlich dartun, daß die Keimzellen selbst das geschlechtsspezifische Inkret absondern und nicht die Zwischenzellen. Ich darf aber auch bei dieser Beschreibung wieder auf meine früheren Mitteilungen zurückgreifen.

Beim etwa 12 Wochen alten, also ausgewachsenen Gänsert sind die Hoden noch sehr klein, die peripheren Geschlechtsmerkmale noch nicht ausgebidlet. So betrug bei einem Tier, das am 9. VII. 21 im Alter von 12 Wochen mit einem Schlachtgewicht von 3900 g getötet wurde, die

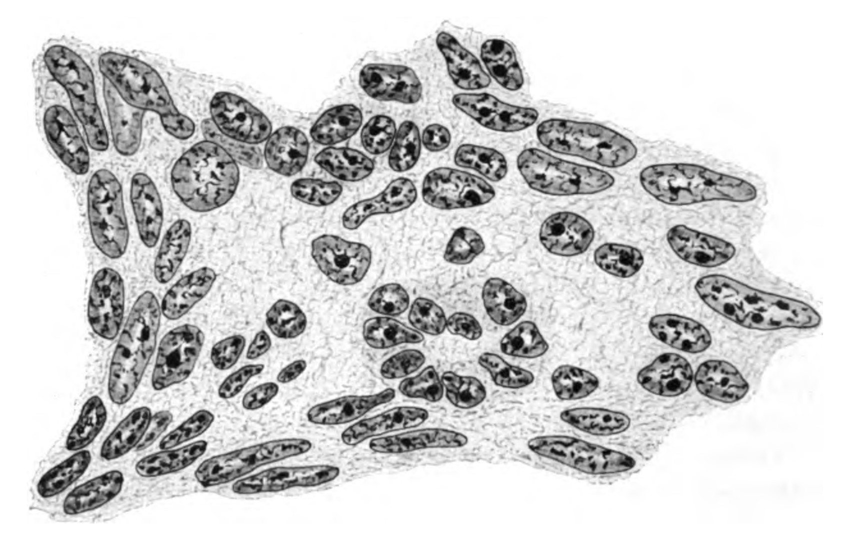


Fig. 12.
Zwischengewebe aus dem rechten Hoden eines 12 Wochen alten Gänserts. Sublimateisessig, Paraffin 5 μ Hämatoxylin HEIDENHAIN-Chromotrop 2 R. Objektiv Zeiß Hom. Imm. 1,5 mm Num. Ap. 1,30. Okular 15 ×, bei der Wiedergabe auf 4/5 verkleinert, so daß die Vergrößerung jetzt etwa 1450 fach ist.

Hodengröße rechts 4,0 zu 2,5 mm, links 9,3 zu 3,0 der Inhalt rechts 13,1 cmm, links 42,4 cmm.

Der Durchmesser der Hodenkanälchen beträgt 50 bis 80 μ, die Samenbildung hat noch nicht begonnen. Das Zwischengewebe ist in spärlicher Menge vorhanden, es besteht in der Hauptsache aus länglich-spindeligen Zellen, deren Kerne bei einer Länge von 8—10 μ, etwa 1—2 μ dick sind. Solche Bilder finden sich vor allem in der unmittelbaren Nähe der Kanälchen, der Eigenhaut angelagert, des weiteren unter der Oberfläche des Hodens, wo sie zusammen mit reichlich eingesprengten leimgebenden Fasern, die hier noch sehr dünne Albuginia darstellen. Der Plasmaleib dieser Zellen ist meist lang und sehr schmal, er erscheint blasig gebaut und läßt bei gewöhnlicher Behandlung keine Einlagerungen

erkennen. Der Kern ist ziemlich chromatinreich, er besitzt sehr deutliches Häutchen und dichtmaschiges Gerüst, mit zahlreichen eingelagerten Chromatinbrocken, manchmal mit einem bis zwei Nukleolen.

Zellen vom eben beschriebenen Bau machen die Hauptmasse des Zwischengewebes aus. An Stellen, an denen die Kanälchenwandungen sehr nahe aneinander liegen, bilden sie sogar ausschließlich das ganze Gewebe. Anders an den Plätzen, an denen die weiteren gegenseitigen Kanälchenabstände größere Lücken und damit eine bessere Entwicklung des Zwischengewebes zulassen (Textfig. 12). Hier finden sich neben den eben beschriebenen Formen auch wesentlich größere Zellen; sie sind locker gelagert, ihre Kerne sind groß, blasenförmig, hell, meist längsoval, in seltenen Fällen auch kugelrund. Das Häutchen ist fein aber deutlich, das Gerüst locker, fein, es zeigt wenig Anlagerung von Chromatin, dagegen finden sich hier meist zwei oder mehrere Kernkörperchen. Die Kerne sind 6—8 μ lang, 3—5 μ und darüber breit, die kugelförmigen haben bis zu 6 μ Durchmesser. Der Plasmaleib läßt sich meist nur schlecht von der Umgebung abgrenzen, die Zellgrenzen sind sehr undeutlich. An den wenigen Stellen, wo sie sich gut ermitteln lassen, erkennt man, daß sie sehr groß sind, sie halten 10—15 μ Durchmesser. Oft lassen sich weite, kugelförmige Hohlräume im Plasmaleib nachweisen, die 2 bis 6 μ, manchmal noch mehr im Durchmesser halten.

Alle diese zuletzt beschriebenen Gebilde müssen wir, dem üblichen Brauche folgend, als voll ausgebildete bezeichnende Leydigsche Zwischenzellen bezeichnen. Ich habe schon früher darauf hingewiesen (1922, S. 322), daß sich im Gänsehoden besonders deutlich zeigen läßt, wie diese Zwischenzellen sich aus den gewöhnlichen, spindelförmigen Bindegewebszellen entwickeln, des weiteren habe ich dort festgestellt »ich möchte dabei ausdrücklich bemerken, daß sich solche vollentwickelten großen Zwischenzellen nicht nur im Inneren des Hodens finden, sondern auch unmittelbar unterhalb der Albuginea, ja sogar zwischen den Zügen kollagener Fibrillen, welche die Hauptmasse der Albuginea ausmachen«. Des weiteren habe ich auf S. 327 bemerkt »auch zwischen den Fasern der Albuginea liegen noch langgestreckte Züge von großen, vielseitigen oder auch plattgedrückten Zwischenzellen«. Auf diese Feststellung muß ich hier nochmals besonders hinweisen und darf dabei noch betonen, daß Zwischenzellen zwischen den einzelnen Lagen der Albuginea von mir bei allen möglichen Tierarten aufgefunden wurden. Schweizer (1925) befindet sich also im Irrtum, wenn er glaubt, diese Tatsache entdeckt zu haben. Auch im übrigen sind seine Ausführungen zum großen Teil nicht richtig, da er die früheren Arbeiten nicht genügend kennt, wenn

ihm auch nicht das Verdienst abgesprochen werden kann, daß er erneut auf die besondere Blutgefäßversorgung der Hoden hingewiesen hat[1].

[1] An den Ausführungen von SCHWEIZER (1925) fällt zunächst schon die Behauptung auf: »der einwandfreie positive Beweis über die Innensekretion des Testis ist überhaupt noch nicht geleistet«. Mit Rücksicht auf die an höheren Arten gewonnenen Versuchsergebnisse ist diese Feststellung zum mindesten sehr gewagt. Im übrigen erwägt SCHWEIZER vorsichtig die Tatsachen, die gegen eine inkretorische oder trophische Tätigkeit der Zwischenzellen sprechen. Bei der großen Masse von Arbeiten die sich bisher schon mit diesen Fragen beschäftigt haben, ist es sehr begreiflich, daß SCHWEIZER zu der unrichtigen Annahme kommt, er habe zuerst Zwischenzellen in der Albuginea festgestellt. Sehr richtig hebt er aber die lebhafte Zellneubildung in den Hoden hervor und stellt die Testikel in dieser Hinsicht den blutbildenden Organen, der Milz und dem Knochenmark gegenüber. In diesen beiden Organen wird der Blutstrom durch die Anwesenheit der Sinus sehr stark verlangsamt. SCHWEIZER beschreibt dann die Arterienversorgung des menschlichen Hodens und sucht darzutun, daß durch die besondere Art der Gefäßversorgung auch in ihm der Blutstrom verlangsamt sei. Des weiteren nimmt SCHWEIZER an, daß der Hoden für gewöhnlich »unter Druck steht«, der von der Albuginea ausgeübt wird. Dieser Druck ist bei Pferd und Eber relativ gering, viel stärker aber beim Bullen. Schließlich betont SCHWEIZER noch die erheblichen Unterschiede, die sich in der Menge des Zwischengewebes bei den einzelnen Arten finden und kommt dann zu folgendem Schluß: »Der Testis bedarf zur Samenproduktion einer genauen Regulierung der Zirkulation und zwar im Sinne einer Verlangsamung des Blutstromes. Diesem Zweck dienen die Besonderheit des Gefäßverlaufes, sowie der Druck und die Zwischenzellen. Diese drei Momente ergänzen sich in wechselnder Kombination und treten vikariierend für einander ein.«

Diese Anschauung wird dann noch ausführlich besprochen und zu erklären versucht, vor allem sucht SCHWEIZER dabei immer wieder darzutun, daß der Hoden keine inkretorische Tätigkeit entfalte, vielmehr sollen sich »bei natürlichem Ablauf der Dinge und bei der Kastration alle (!) Erscheinungen der sekundären Geschlechtsmerkmale erklären, wenn wir das Zentralnervensystem als Regulator betrachten«. Leider wird dies nicht im einzelnen ausgeführt, denn es wäre recht wissenswert zu erfahren, in welcher Art und Weise SCHWEIZER das Längenwachstum der Röhrenknochen bei Frühkastraten, um nur ein Beispiel zu zeigen, mit der Nerventätigkeit erklären will. Ich vermag seinen Ausführungen nicht zu folgen.

Zunächst muß ich betonen, daß ich eine inkretorische Tätigkeit der Keimdrüsen bei den höheren Arten für erwiesen halte. Das besondere Verhalten der Blutgefäße, auf das SCHWEIZER so großen Wert legt, ist nur bei wenigen Arten zu erkennen, nämlich hauptsächlich bei den Säugetieren, bei denen der Hoden in den Hodensack herabsteigt. Bei den meisten anderen Arten, so besonders bei den Sauropsiden und Amphibien bleiben aber die Keimdrüsen hoch oben in der Bauchhöhle

An einigen Stellen finden sich in den Hoden 10—14 Wochen alter Gänse stets kleinere Gruppen von Zellen, auch Fig. 12 zeigt eine solche, in der eine größere Anzahl von Kernen maulbeerförmig beieinander liegen. Die einzelnen Kerne sind unregelmäßig gestaltet, sie nähern sich meist der Kugelform, haben 3—5 μ Durchmesser, deutliches Häutchen, ziemlich derbes Gerüst mit groben angelagerten Chromatinschollen und 1—2, meist sehr deutliche Kernkörperchen. Oft finden sich auch Bilder, welche an direkte Kernteilung erinnern. Zellgrenzen sind in diesen Bezirken nicht zu erkennen, das Plasma ist fein gekörnt, ohne größere Hohlräume oder Einlagerungen färbt es sich meist etwas dunkler als in den umgebenden Teilen. Schon dadurch fallen diese Bildungen besonders auf. Ich halte sie für Stellen, in denen Zwischenzellen in größerer Menge neu gebildet werden.

Wie ich gleichfalls schon früher festgestellt habe, ist schon in diesem Entwicklungszustand der Plasmaleib aller größeren Gebilde des Zwischengewebes mit osmierbaren Körnern gefüllt. Das gegenseitige Mengenverhältnis der beiden Hodenanteile beträgt etwa 3 : 1, demnach sind weit mehr Keimzellen als Zwischenzellen vorhanden.

Als nächstes schildere ich die Zwischenzellen aus einem Hoden einer 8 Monate alten Gans, die Mitte Dezember getötet wurde, in einer Zeit, in der sich noch keine Zeichen der Vorbrunst erkennen ließen. Das Tier war am 12. IV. 24 geschlüpft und wurde am 15. XII. 24 mit einem Gewicht von 4720 g getötet. Der rechte Hoden mißt 9,7 : 3,8 mm, der linke 14,0 : 4,1 mm, der Inhalt beträgt rechts 73,25 cmm, links 123,20 cmm. Die Hoden sind jetzt also wesentlich größer als in dem zuletzt beschriebenen Zustand, trotzdem haben sich die im Gesamtbild erkennbaren Verhältnisse nicht wesentlich verändert. Der Kanälchendurchmesser beträgt 70—90 μ, das gegenseitige Mengenverhältnis der beiden Gewebsanteile ist nach wie vor etwa 3 : 1. Hinsichtlich des Baues der Kanälchenwand verweise ich auf meine frühere Schilderung.

Der Bau des Zwischengewebes hat sich etwas geändert, in großen Mengen finden sich zunächst wieder spindelige Gebilde mit ganz schmalem Zelleib. Ihr Vorkommen beschränkt sich hier jedoch in der Hauptsache auf die Albuginea und die Eigenhaut der Kanälchen, also auf diejenigen

---

liegen, auf sie treffen die SCHWEIZERschen Ausführungen also nicht zu, und doch ist gerade bei den Vögeln die Keimzellenbildung in den Hoden besonders lebhaft. Des weiteren finden sich gerade bei den Vögeln recht erhebliche Unterschiede in den Mengen der Zwischenzellen. Diese Tatsachen allein genügen ja schon um die Erklärungsversuche SCHWEIZERs zu widerlegen.

Bezirke, in denen sich leimgebende Fasern nachweisen lassen. In anderen Bezirken lassen sich nur vereinzelte Zellen von spindelförmiger Gestalt erkennen, sie sind meist zu größeren Zügen angeordnet. Die Hauptmasse des Zwischengewebes wird von großen, vieleckigen Zellen mit runden Kernen gebildet (Fig. 13), die zum Teil sehr erhebliche Ausdehnung besitzen. Ihr Leib hat 15—20 μ, manchmal noch mehr Durchmesser und zeigt sehr deutliche Zellgrenzen, er ist sehr stark vakuolisiert, ganz angefüllt mit osmierbaren Tropfen. Die Kerne sind meist kugelig, sie halten 5—8 μ Durchmesser, zeigen deutliches Häutchen,

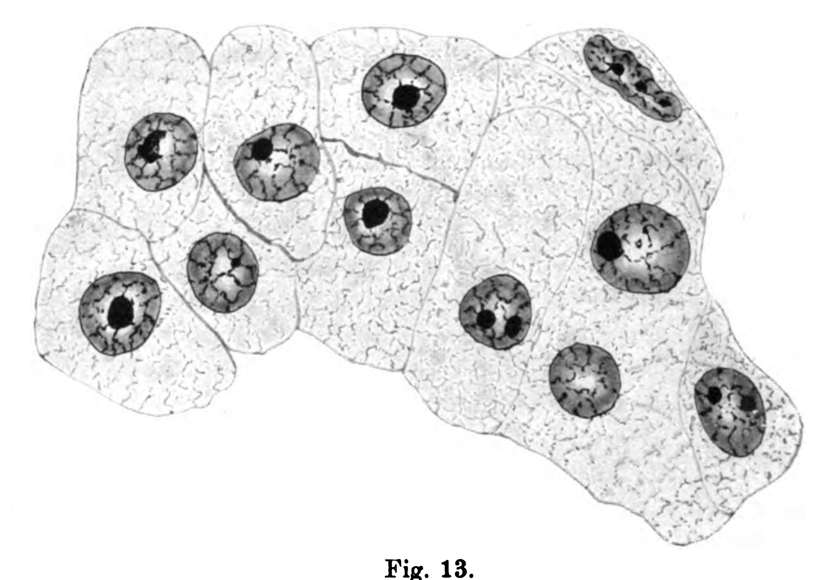


Fig. 13.
Zwischengewebe aus dem Hoden einer 8 Monate alten Gans, die im Dezember getötet wurde, als noch keine Zeichen der Vorbrunst zu erkennen waren. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 12.

im Inneren klaren Saft und meist ein sehr deutliches Kernkörperchen, das bis zu 3 μ groß sein kann. Das feine Gerüst zeigt die bezeichnende radspeichenförmige Anordnung. Häufig finden sich Zellen mit zwei und mehr Kernen, an einzelnen Stellen des Gewebes lassen sich auch große Ansammlungen von Kernen nachweisen, die den bezeichnenden Bau der Zwischenzellkerne zeigen. Sie sind groß, blasig, rund bis länglich oval, ihr Plasmaleib zeigt den gleichen Bau wie in den größeren Zwischenzellen, er ist jedoch sehr schmal, die Zellgrenzen sind undeutlich, ja häufig überhaupt nicht zu erkennen. In diesem Zustand findet man auch viele Zwischenzellen, die sich auf direktem Wege teilen, niemals erkennt man jedoch indirekte Teilungen.

Mit dem Beginn der Vorbrunst ändert sich dann das Bild des Hodens grundsätzlich und zwar in der Art und Weise, daß sich die Keimzellen sehr stark vermehren, während das Zwischengewebe in der Entwicklung zurückbleibt. Bei einer Gans, die am 10. I. 23 getötet wurde, nachdem sie sehr deutliche Zeichen der Vorbrunst gezeigt hatte, messen die Hoden rechts 11,0 : 7,6 mm, links 16,2 : 9,2 mm, der Inhalt beträgt rechts 315 cmm, links 731 cmm. Das Gesamtbild ist aus Textfig. 1 zu ersehen, das gegenseitige Mengenverhältnis der beiden Anteile hat sich jetzt voll-

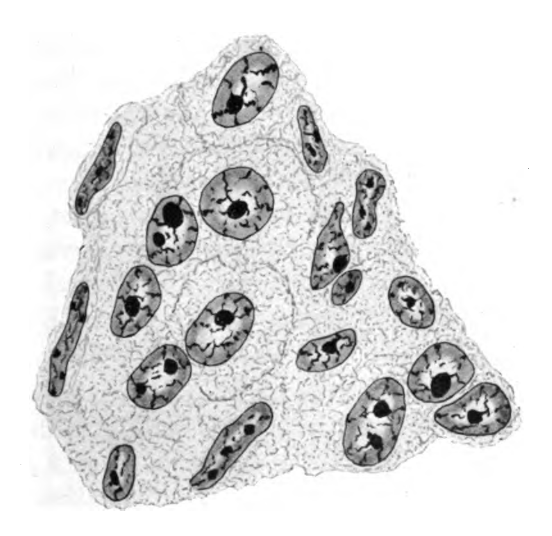


Fig. 14.
Zwischengewebe aus dem rechten Hoden einer 10 Monate alten Gans, die während der Vorbrunst getötet wurde. (Ein Übersichtsbild bei schwacher Vergrößerung zeigt Textfig. 1.) Vergrößerung usw. wie bei Fig. 12.

kommen zugunsten der Samenzellen verschoben. Der Kanälchendurchmesser beträgt jetzt 120—160 μ. Er ist in den einzelnen Abschnitten des Hodens recht verschieden, die Samenbildung ist voll im Gang, die Kanälchen sind jetzt ganz von Spermatogonien und Spermatozyten ausgefüllt, so daß kein Hohlraum in ihnen mehr zu erkennen ist. Im Gegensatz zu dieser erheblichen Zunahme des samenbildenden Anteiles, hat sich das Zwischengewebe gegenüber dem zuletzt beschriebenen Zustande nicht, oder wenigstens nicht wesentlich vermehrt. Seine breiten Züge, die früher den Hoden durchsetzten, sind durch die erweiterten Kanälchen auseinander gedrängt worden, die Kanälchenwandungen berühren sich allenthalben, Zwischengewebe findet sich in der Hauptsache noch in den auf dem Schnitt drei- und viereckig geformten Räumen, die überall dort ausgespart sind, wo mehrere Kanälchen zusammenstoßen.

Die einzelnen Zellen des Zwischengewebes sind jetzt zwar kleiner, zeigen im großen und ganzen noch die nämlichen Formen wie bei dem zuletzt beschriebenen Zustand (Fig. 14), doch sind Zellteilungen jetzt nurmehr selten. Die Zellen weisen die verschiedensten Formen auf, vielfach findet man noch die langen spindeligen Gebilde mit langgestrecktem Kerne. Große vieleckige Zellen lassen sich eigentlich nurmehr an solchen Stellen nachweisen, wo die schon mehrfach erwähnte Lagerung der Kanälchen größere Räume frei läßt. Hier finden sich dann auch Zellen mit ganz langen Kernen von etwa 10 : 2 μ Ausdehnung und ebenfalls langgestreckten Leibern. Daneben auch bezeichnende, vollausgebildete Zwischenzellen, die jedoch zum größten Teil wesentlich kleiner sind als früher, ihr Kern ist rund oder längsoval, er hält 5—6 μ, selten mehr im Durchmesser. Häutchen und Gerüst ist fein, der Kernsaft klar; gewöhnlich finden sich auch hier große Kernkörperchen. Zumeist sind die Zellgrenzen undeutlich, die Zellgröße ist geringer als sonst, aber nur selten lassen sich einzelne Zellen wirklich ganz sicher abgrenzen, sie halten dann 10, höchstens 15 μ im Durchmesser. Der Plasmaleib ist auch hier feinwabig gebaut und enthält massenhaft osmierbare Körner, zum Teil sogar Tropfen von 10—15 μ Durchmesser und darüber.

Ich darf hier nochmals betonen, daß sich auch bei der Gans in der Vorbrunst, also in der Zeit, in der sich die peripheren Geschlechtsmerkmale ausbilden, die Zwischenzellen zurückbilden oder ganz vorsichtig ausgedrückt weit weniger entwickeln als die Keimzellen. Der Erfolg der inkretorischen Hodentätigkeit kann also auch bei der Gans nur auf die starke Vermehrung der Keimzellen zurückgeführt werden, wie das weiter unten noch genauer geschilderte Ergebnis der Mastversuche besonders schön zeigt. In der Vorbrunst wird auch bei der Gans der größte Teil der in den Zwischenzellen gespeicherten Massen zur Bildung der Samenzellen verwendet. Es ist bezeichnend, daß gerade in dem zuletzt beschriebenen Zustande die ersten osmierbaren Körner in den Samenbildungszellen selbst, also innerhalb der Kanälchen auftreten, gerade also in der Zeit, wo die Zwischenzellen kleiner werden und ärmer an den nämlichen Substanzen. Es hieße den Dingen Gewalt antun, wollte man hier einen Zusammenhang in Abrede zu stellen versuchen.

Das eben geschilderte Aussehen zeigt das Zwischengewebe bis zur Hochbrunst. Seine Zellen vermehren sich nurmehr wenig und ändern auch ihren Bau nicht wesentlich. Erst gegen das Ende der Brunst lassen sich wieder Veränderungen feststellen. Bei einem Gänsert, der im Jahre 1921 zur Zucht verwendet worden war und am 24. IV. 21 getötet wurde, nachdem alle Weibchen, die er getreten hatte, brüteten, betragen die

Hodenmaße rechts 20,3 : 17,0 mm, links 32,2 : 21,0 mm, der Inhalt demnach rechts 3071 cmm, links 7505 cmm. Die Kanälchen halten 300—500 μ im Durchmesser. Die Samenbildung ist noch voll im Gang, an einzelnen Stellen sind aber schon Rückbildungserscheinungen zu erkennen, die auf den Beginn der Nachbrunst hinweisen. Spermatozyten, vielfach auch andere innerhalb der äußeren Lage befindliche unentwickelte Samenzellen sind in das Innere der Kanälchen abgestoßen und lassen alle Zustände des beginnenden und weiter fortgeschrittenen Zerfalles erkennen.

Das Zwischengewebe hat seinen Bau nicht wesentlich verändert. Kernteilungen sind jetzt nicht mehr zu beobachten. Infolge der starken

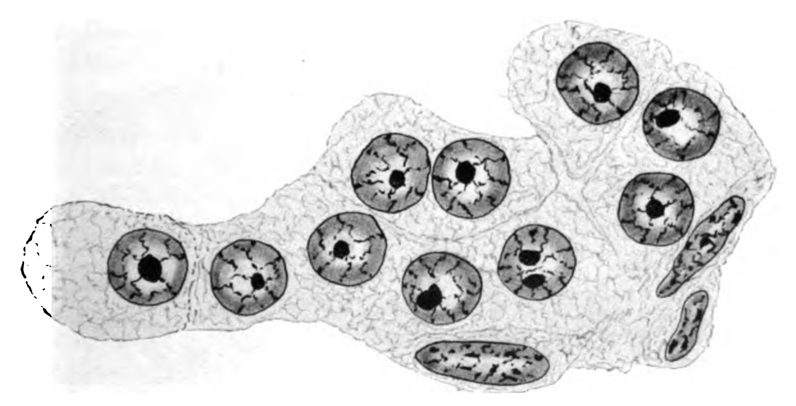


Fig. 15.
Gruppe von großen Zwischenzellen aus dem rechten Hoden einer Gans gegen Ende der Brunst. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 12.

Ausdehnung der Kanälchen sind seine einzelnen Zellen noch mehr auseinandergedrängt und es herrschen jetzt die länglich, spindeligen Formen vor. Die vollausgebildeten Zellen finden sich nur noch in kleinen Gruppen an den bezeichnenden Stellen. In der Textfig. 15 ist eine besonders große Gruppe von solchen Zellen dargestellt, aus der hervorgeht, daß die einzelnen Gebilde entschieden wieder etwas an Größe zugenommen haben. Neben den spindeligen Formen, die ja, wie schon gesagt, jetzt vorherrschen, finden sich hier im Raum zwischen vier zusammenstoßenden Kanälchen mehrere große, vollausgebildete Zwischenzellen, deren Kern kugelig ist, er hält 5—7,5 μ im Durchmesser, das Häutchen ist deutlich, das in der Mitte gelegene Kernkörperchen groß, das radspeichenförmig angeordnete Gerüst ist fein. Die Plasmaleiber lassen sich zum Teil gut abgrenzen, allerdings liegen auch hier des öfteren mehrere Kerne in einem

gemeinsamen Plasmabezirk. Wo sich einzelne Zellen gut abgrenzen lassen, halten sie 10—15 μ im Durchmesser, sie sind also etwas größer als im vorbeschriebenen Zustande.

Während also in den Zeiten der lebhaftesten Samenbildung, nämlich in der Vorbrunst und der ersten Zeit der Brunst die Zwischenzellen nur klein sind und wenig Fett in sich bergen, sehen wir, daß sie sich jetzt in der Hochbrunst wieder etwas vergrößern, mehr osmierbare Körner in sich speichern. Diese Ermittlungen treffen aber nur auf die sogenannten »typischen LEYDIGschen« Zellen zu, an den übrigen Gebilden des Zwischengewebes spielen sich gleichzeitig tiefgreifende Form-

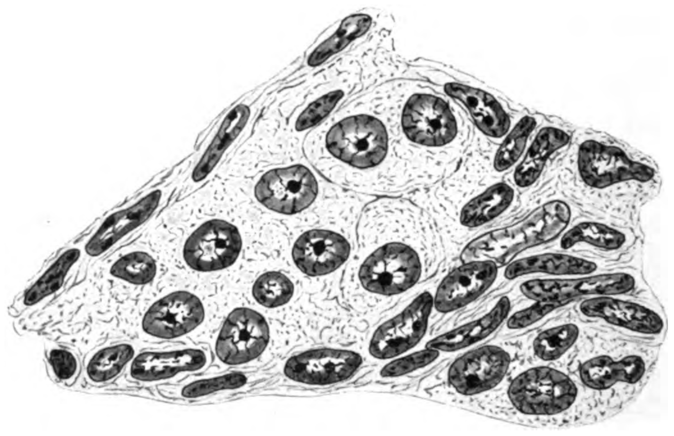


Fig. 16.
Gruppe von Zwischenzellen aus dem rechten Hoden einer Gans, die in der Nachbrunstzeit am 26. Mai 1921 getötet worden war, als die Hoden schon sehr weit zurückgebildet waren. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 12.

veränderungen ab. Bezeichnend ist dabei immer, daß alle, oder wenigstens fast alle Zellen des Zwischengewebes in ihren Leibern osmierbare Körnchen enthalten und es ist deshalb nicht möglich, die einen von ihnen wegen ihrer besonderen Form als Zwischenzellen zu bezeichnen, die anderen aber nicht. Auch sonst lassen sich mit den verschiedensten Färbemethoden keine durchgreifenden Unterschiede zwischen den großen Zwischenzellen und den anderen Formen feststellen.

In dem eben beschriebenen Zeitpunkt hat die Hodentätigkeit ja schon etwas nachgelassen, die Samenbildung ist nicht mehr so lebhaft, vielfach bilden sich einzelne Kanälchenabschnitte auch schon zurück. Gleichzeitig läßt auch der Geschlechtstrieb nach und die peripheren Geschlechtsorgane bilden sich wieder zurück. Nach kurzer Zeit hört dann die Samenbildung in allen Kanälchenabschnitten auf, das Keimepithel

wird größtenteils abgestoßen und damit bildet sich das ganze Organ auf den Ruhezustand zurück. Während sich in den Kanälchen selbst die Verhältnisse wieder herstellen, die wir vor der Brunst beobachteten, verändert sich auch das Zwischengewebe neuerdings.

Textfig. 16 zeigt eine Gruppe von Zwischenzellen aus einem solchen Hoden. Er stammt von einer Gans, die im Frühjahr 1921 zur Zucht verwendet worden war. Mitte April war die Brunst beendet. Am 26. V. wurde das Tier getötet, die Hodenmaße sind folgende: rechts 10,5 : 5,0 mm, links 13,8 : 7,4 mm, der Inhalt rechts 137,4 cmm, links 395,1 cmm die Hoden sind also wesentlich kleiner als in der Brunst und Vorbrunst, sie nähern sich auch in ihrer Ausdehnung wieder dem Zustande völliger Ruhe.

Der Durchmesser der Kanälchen beträgt nur noch 100—130 μ. Ihr Verhalten habe ich ja schon früher geschildert. Es ist gekennzeichnet durch die starken Rückbildungserscheinungen. Das Zwischengewebe ist von leimgebenden Schollen durchsetzt; im Vergleich zu den stark rückgebildeten Kanälchen erscheint es wieder erheblich vermehrt, doch lassen sich auch an ihm Rückbildungen nachweisen. Die gewöhnlichen Zellformen sind auch hier wieder deutlich zu erkennen, so besonders die großen, vollausgebildeten und daneben auch die langen, spindelförmigen. Teilungen sind nirgends zu erkennen, dagegen findet man viele Kerne, die sehr klein sind, nur 2,5 μ Durchmesser haben, manchmal sogar noch weniger, in ihrem Inneren ist kein Gerüst zu erkennen, sie färben sich gewöhnlich ganz gleichmäßig dunkel. Man findet auch allenthalben Kerne, die zerfallen und zugrundegehen. Vielfach erkennt man auch ganz große, helle Kerne, die auffallend blaß sind, sie verlieren allem Anschein nach ihre Form und zerfließen im Plasma oder gehen sonst zugrunde. An vielen Stellen (Textfig. 16) liegen die einzelnen Zellen sehr dicht beieinander, hier erkennt man noch die vollausgebildeten Zwischenzellen, ihr Kern ist kugelig und zeigt die gewöhnliche Gestalt und den schon oft beschriebenen Bau, der Kerndurchmesser beträgt aber nur 4—5 μ, selten mehr, sie sind jetzt also wieder kleiner als früher. Der Plasmaleib läßt sich nur selten deutlich abgrenzen, er hat 10—12 μ Durchmesser. Gewöhnlich liegen große Gruppen von Kernen aller möglichen Formen in einer größeren Plasmamasse zusammen, so daß sich die Zellgrenzen nicht oder nur schlecht erkennen lassen. Nach wie vor ist der Plasmaleib aller Zwischenzellen vollkommen von osmierbaren Körnern durchsetzt, doch fehlen jetzt die ganz großen Tropfen. Das Hervorstechendste am Verhalten der Zwischenzellen in der Nachbrunst sind entschieden die starken Rückbildungsvorgänge, die sich ja auch deutlich in der sehr

erheblichen Abnahme seiner Gesamtmenge geltend machen. Die genauen Zahlen dafür habe ich im ersten Teil der Arbeit (1922, S. 338) angegeben.

Sobald dann die Rückbildung der Kanälchen vollendet ist, wenn ihre Wandung nur noch von unentwickelten Ursamenzellen ausgekleidet wird, dann verändert sich auch das Zwischengewebe wieder, auch bei ihm stellt sich dann der Zustand wieder ein, der oben vom Ruhehoden geschildert wurde.

β) Das Verhalten bei den Versuchstieren.

Stellen wir nun diesen gewöhnlichen Veränderungen diejenigen Erscheinungen gegenüber, die ich bei meinen Mastversuchen beobachten konnte. Auch hier will ich wieder das Verhalten des Zwischengewebes

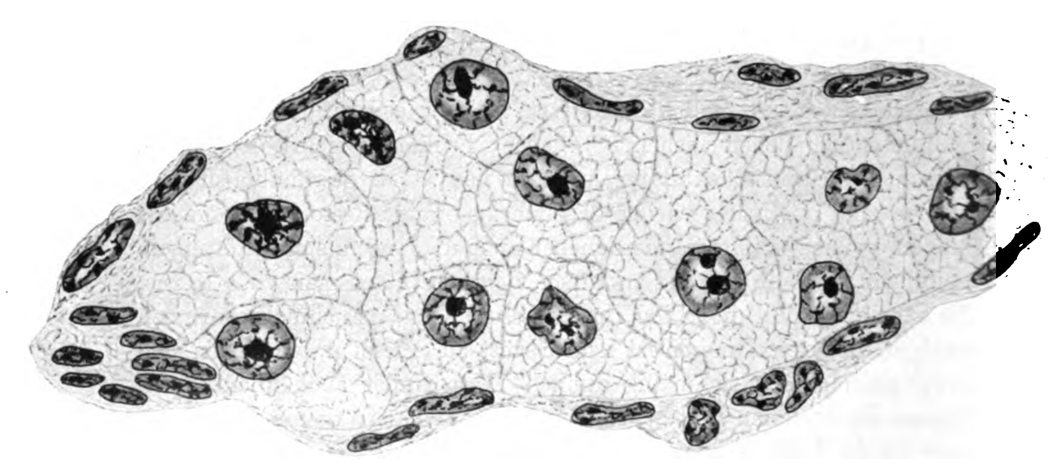


Fig. 17.
Gruppe von Zwischenzellen aus den Hoden eines in der Zeit der Geschlechtsruhe gemästeten Gänserts. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 12.

gesondert besprechen und an Hand einiger einfacher Zeichnungen erklären.

Wird eine männliche Gans in der Zeit der Geschlechtsruhe gemästet, so bleiben die Hoden klein, der samenbildende Anteil entwickelt sich nicht, wohl aber vermehrt sich die Menge des Zwischengewebes, ohne dabei lipoidreicher zu werden. Man vergleiche dazu noch Textfig. 2 mit Textfig. 1, bei der Mastgans sind die Kanälchen eng, nur von einer einfachen Lage kleiner Samenbildungszellen ausgekleidet, nur selten erkennt man vereinzelte größere Spermatogonien, vielfach aber im Inneren der Kanälchen abgestoßene, zugrundegehende Zellen. Der Durchmesser beträgt 50—80 μ, ist also nicht größer geworden. Im Gegen-

satz dazu ist das Zwischengewebe sehr stark vermehrt, es besteht zum größten Teil aus vielkantigen Zellen mit runden Kernen vom bezeichnenden Bau (Textfig. 17). Die Kerne haben 5—6, allerhöchstens 7 μ Durchmesser, sie sind also etwas kleiner als in den meisten der gewöhnlichen Ruhehoden, während die ganzen Zellen 15—20 μ, häufig noch mehr messen, also in ihrer Ausdehnung nicht hinter denen des nichtgemästeten Gänserts zurückstehen. Sie übertreffen sie allerdings auch nicht. Die großen Zwischenzellen liegen in Gruppen beieinander, die als massige Ballen oder lange Züge das ganze Gewebe durchsetzen. Daneben finden sich auch reichlich lange, spindelige Gebilde, mit schmalem Zelleib, der sich nicht so gut abgrenzen läßt, häufig genug liegen auch hier viele Kerne in einem Plasmabezirk zusammen. Die Leiber der großen Zellen enthalten reichlich osmierbare Tropfen, dazwischen durchsetzen aber derbe Züge spindeliger Zellen das ganze Gewebe, sie umgeben die eben beschriebenen großen Gruppen von allen Seiten und trennen sie voneinander ab. Diese Züge bestehen in der Hauptsache aus länglich, spindeligen Zellen, mit langen, schmalen, walzenförmigen Kernen und sehr schmalem Plasmaleib, also aus Zellen ganz ähnlich denen, die die Eigenhaut der Kanälchen und die Albuginea bilden. Zwischen den Zellen lassen sich an einzelnen Stellen auch feine, leimgebende Fasern nachweisen, sie liegen im Masthoden also nicht nur unmittelbar an der Kanälchenwandung, sondern finden sich auch weiter von ihr entfernt, im Zwischengewebe. Im ganzen genommen erscheint auch das Zwischengewebe dieses Masthodens nicht so lipoidreich wie bei einem Gänsert in der Zeit der Geschlechtsruhe.

Als Folge der Mast war also bei diesem Tier zunächst die Entwicklung des generativen Hodenanteils unterdrückt worden. Man vergleiche dazu nur den Hoden des Prüftieres (Fig. 1), und erkennt ohne weiteres den Unterschied. Gleichzeitig hat sich das Zwischengewebe stärker entwickelt und zwar haben sich nicht nur die bezeichnenden Zwischenzellen vermehrt, sondern es haben vor allen auch die Bindegewebszellen, ja sogar die leimgebenden Fibrillen an Menge zugenommen.

Um den Unterschied im Verhalten der Hoden dieser Mastgans gegenüber denjenigen eines Prüftieres recht deutlich zu zeigen, habe ich je einen Schnitt durch die Mitte des rechten Hodens jedes dieser Tiere genau abgezeichnet (Fig. 18 u. 19). Die Figur zeigt unten den Schnitt durch den rechten Hoden der Mastgans, der auch in Fig. 2 abgebildet ist, oben denjenigen durch den Hoden der Prüfgans (Fig. 1).

Die beiden Tiere stammten aus der nämlichen Brut des Jahres 1922 und wurden bis zum 1. XI. 22 ganz gleich gehalten. Das Gewicht

betrug an diesem Tage bei dem einen Tier (a) 4750 g, bei dem anderen (b) 5120 g. Vom 1. XI. 22 ab wurde das Tier a gestopft, es nahm sehr

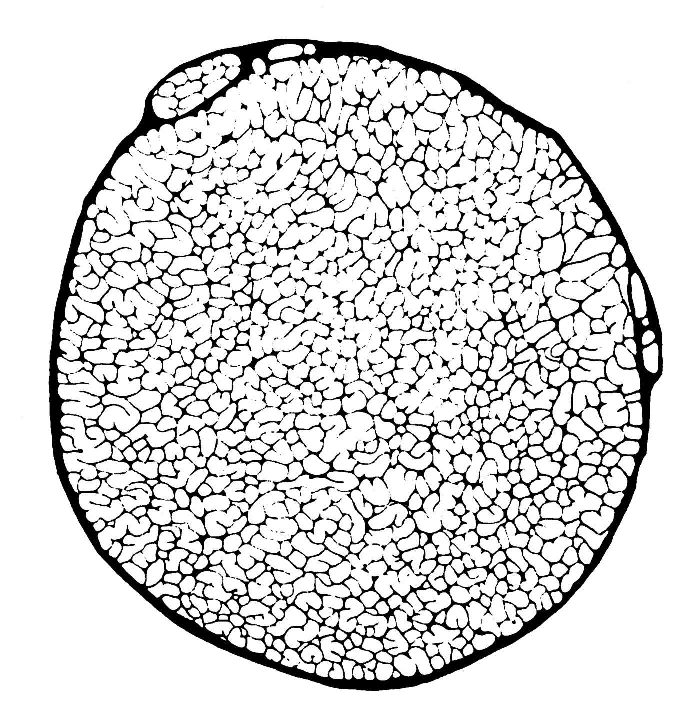


Fig. 18.



Fig. 19.

Fig. 18 und 19. Querschnitt durch den rechten Hoden einer Prüfgans (oben) und einer Mastgans (unten), die am 10. bzw. 12. Januar 1923 getötet wurden. Siehe Textfigur 1 und 2. Kanälchen weiß, Zwischengewebe schwarz. Vergrößerung 10fach.

erheblich an Gewicht zu, das Tier b blieb bei der Herde. Am 22. XII. 22 wog das Tier a 7120 g, es wurde von da ab nicht mehr gestopft, sondern

in der gewöhnlichen Weise gefüttert; wie stets in solchen Fällen nahm es dann an Gewicht ab und wog am 10. I. 23 nur noch 5750 g. An diesem Tage wird die Gans geschlachtet, sie zeigt noch keine Spur von Brunsterscheinungen, das Glied ist so klein, wie bei einer 12 Wochen alten Gans, die Hodenmaße sind: rechts 7,0 : 4,0 mm, links 11,3 : 5,0 mm, der Inhalt beträgt rechts 59 cmm, links 148 cmm.

Das bei der Herde belassene Prüftier zeigte schon Ende Dezember lebhafte Zeichen des erwachenden Geschlechtstriebes. Es wiegt am 12. I. 23 nur noch 4200 g, hat also den bezeichnenden Gewichtsverlust der Vorbrunst durchgemacht. Das Glied läßt sich gut ausstülpen, es ist zwar noch klein, aber schon deutlich korkzieherförmig gewunden. Die Hoden sind graurötlich. Die Maße sind folgende: rechts 11,0 : 7,6 mm, links 16,2 : 9,2 mm, der Inhalt beträgt rechts 315 cmm, links 731 cmm, sie sind demnach etwa fünfmal so groß wie bei dem Masttier. Schon der Vergleich der beiden Zeichnungen in Figur 18 und 19 zeigt deutlich, daß der Unterschied hauptsächlich in der Entwicklung des generativen Anteils begründet ist. Am deutlichsten geht dies aber aus der folgenden Zusammenstellung hervor, in der die gegenseitigen Gesamtmengen einander gegenüber gestellt werden, sie wurden in der von mir angegebenen Art und Weise bestimmt.

	Zuchtgans	Mastgans
Körpergewicht	4200 g	5750 g
Hodengröße rechts	11,0 : 7,6 mm	7,0 : 4,0 mm
» links	16,2 : 9,2 »	11,3 : 5,0 »
Rauminhalt beider Hoden	1046 cmm	207 cmm
Masse der Keimzellen	921 »	102 »
» » Zwischenzellen	53 »	77 »
Albuginea und Blutgefäße	72 »	28 »
Auf 1 kg Körpergewicht treffen { Keimzellen	209 »	17,8 »
Auf 1 kg Körpergewicht treffen { Zwischenzellen	12,6 »	13,4 »

Die Zuchtgans besitzt demnach im ganzen etwa fünfmal so viel Hodensubstanz wie die Mastgans und zwar $^2/_3$ der Menge des Zwischengewebes, aber neumal soviel Keimgewebe. Noch deutlicher kommt der Unterschied zur Geltung, wenn man die Mengen der beiden Hodenanteile berücksichtigt, die auf 1 kg Körpergewicht treffen. Wir sehen dann, daß bei beiden Tieren ungefähr gleichviel Zwischengewebe vorhanden ist, bei der Zuchtgans aber fast zwölfmal so viel Keimzellen wie bei der Mastgans. Ich sehe hier wirklich keine Möglichkeit, die Veränderungen, die sich an den peripheren Geschlechtsmerkmalen der Zuchtgans beobachten lassen auf das Verhalten der Zwischenzellen

zurückzuführen; diese Erscheinungen können hier nur durch die Tätigkeit des Keimgewebes erklärt werden. Sinnfälliger als in diesem Versuche läßt sich überhaupt nicht mehr zeigen, daß die Entwicklung der peripheren Geschlechtsmerkmale von der inkretorischen Tätigkeit der Keimzellen und nicht von der der Zwischenzellen abhängt. Das Nämliche haben ja auch meine früheren Versuche sehr deutlich gezeigt.

Betrachten wir nun noch das Verhalten des Zwischengewebes bei den anderen hier neu beschriebenen Gänserten. Bei dem Tier, das nach Beginn der Vorbrunst gemästet wurde und bei dem sich die Hoden teilweise entwickelten (Textfig. 6), war die Samenbildung ja sehr stark ge-

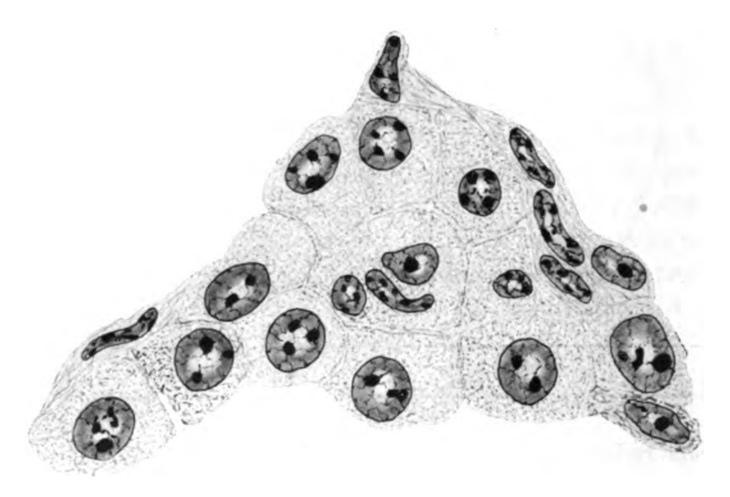


Fig. 20.
Zwischenzellen aus dem rechten Hoden einer während der Vorbrunst sehr stark gemästeten Gans. Ein Bild des Hodens bei schwacher Vergrößerung zeigt Fig. 6. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 12.

schädigt. Die Hoden waren klein geblieben, in ihren Kanälchen wurden zwar Keimzellen gebildet, sie gingen aber größtenteils unreif zugrunde und wurden abgestoßen.

Das Zwischengewebe ist reichlicher vorhanden, als es der Größe des Hodens entspräche. Es besteht in der Hauptsache aus länglich, spindeligen Zellen mit langen, spindel- oder walzenförmigen Kernen. Daneben finden sich aber auch zahlreiche Zwischenzellen vom bezeichnenden Bau allenthalben zwischen den Kanälchen (Fig. 20). Ihre Kerne sind kugelig bis längsoval, sie halten 4—5 μ, selten mehr im Durchmesser, das Häutchen ist deutlich, das Gerüst fein. Meist bergen sie zwei bis drei Kernkörperchen. Die zugehörigen Plasmabezirke grenzen sich gut ab, so daß sich die Zellgröße sicher ermitteln läßt. Sie beträgt 10—12 μ

nur selten mehr. Das Plasma ist fein gekörnt, es enthält viel Lipoide, die einzelnen Tropfen sind jedoch meist klein, vielfach finden sich zwei- und mehrkernige Zellen, an einzelnen Stellen erkennt man auch Kerne, die sich auf indirektem Wege teilen, daneben auch zugrunde gehende Kerne. Im Vergleich zum gewöhnlichen Vorbrunsthoden ist das Zwischengewebe gut ausgebildet, im Vergleich zum Hoden eines in der Geschlechtsruhe gemästeten Tieres dagegen sehr spärlich (man vergleiche dazu Textfig. 20 mit Textfig. 14 u. 17).

Es zeigt sich also deutlich, daß auch bei diesem Tier die Keimzellen schwer geschädigt sind, sie kommen infolgedessen nicht voll zur Entwicklung, doch wird ihre Ausbildung nicht vollkommen unterdrückt, es entstehen immer wieder neue Spermatozyten, Praespermatiden und Spermatiden, zum Teil auch reife Samenfäden. Diese Gebilde sind um so mehr verändert, je weiter sie in der Entwicklung vorgeschritten sind. Die vielen Bilder von Spermagglutination, die sich im Inneren der Kanälchen nachweisen lassen, zeigen deutlich, wie schwer das Keimgewebe geschädigt ist. Immerhin genügen die von ihm abgesonderten Inkrete doch noch, um die peripheren Geschlechtsmerkmale wenigstens teilweise zur Ausbildung kommen zu lassen.

Im Gegensatz dazu ist das Zwischengewebe besser entwickelt als dies einem Hoden von gleicher Größe entspräche. Es sind reichlich Zwischenzellen vorhanden, die einzelnen von ihnen sind mindestens ebenso gut entwickelt, wie sonst in der Vorbrunst und Brunst. Würden sie das spezifische Inkret absondern, so müßten die peripheren Geschlechtsmerkmale mindestens ebenso gut ausgebildet sein, wie bei den Prüftieren. Da dies nicht der Fall ist, so beweist auch der hier besprochene Fall wieder, daß die Keimzellen selbst und nicht das Zwischengewebe das geschlechtsspezifische Inkret absondern. Wenn sich gerade bei diesem Tier im Gegensatz zu den schon geschilderten und noch zu besprechenden Mastgänsen verhältnismäßig wenig Veränderungen an den Zwischenzellen nachweisen lassen, so liegt dies daran, weil bei ihm auch die Keimzellen besonderes Verhalten zeigen.

Im allgemeinen gelingt es ja nicht, eine Gans in der Vorbrunst zu mästen, der Entwicklungsdrang der Keimzellen ist hier, wie ich schon im ersten Teil der Arbeit ausgeführt habe, so groß, die sich bildenden Keimzellen benötigen soviel Stoffe, daß sie alle nur verfügbare Nahrung an sich reißen und im allgemeinen auch alles während des Stopfens zugeführte überschüssige Futter eben zu ihrem Aufbau verwenden. Bei diesem Tier, das einen Ausnahmefall darstellt, weil es sich eben während der Vorbrunst mästen ließ, war der Gegensatz zwischen Gesamtkörper

und Keimdrüsen besonders deutlich. Der Gesamtkörper erhielt ungeheuere Mengen von Nahrung zugeführt, die er auch verarbeitete, soviel, daß der gewöhnliche Vorbrunstgewichtsverlust nicht nur vollkommen ausfiel, sondern daß sogar noch Fett angesetzt wurde. Dieser Fettansatz schädigte seinerseits nun die sich teilenden und wachsenden Keimzellen, deshalb kam es zu keiner vollen Ausbildung der Hoden, die nicht stark genug waren, um die Folgen der Mast zu verhindern, aber doch wieder nicht so schwer geschädigt wurden, daß die Samenbildung ganz zum Stillstand kam. Infolgedessen entwickelten sich auch die peripheren Merkmale nicht voll, das Tier wurde nicht im eigentlichen Sinne des Wortes brünstig.

Diejenigen Gänserte, bei denen die Mast erst begonnen wurde, nachdem sie geschlechtsreif waren, nachdem die Hoden also ihre Entwicklung schon beendet hatten, verhielten sich hinsichtlich ihrer Zwischenzellen vollkommen gleich. Wenige Tage nach dem Beginn des Versuches, wenn an den Keimzellen der Erfolg der Mast schon deutlich zu erkennen war, konnte ich an den Zwischenzellen noch keine deutlichen Umgestaltungen bemerken. Diese waren später erst dann zu erkennen, wenn die Hoden weitgehend zurückgebildet waren, dann waren sie aber um so deutlicher. Ich beschreibe hier gleich das Zwischengewebe bei der Gans, deren Verhalten auf S. 483 ausführlich geschildert ist, das Bild des Hodens ist in Fig. 9 dargestellt. Es handelt sich um einen Gänsert, der vollbrünstig war und dann infolge der Mast unfruchtbar wurde. Die Hoden gleichen in ihrem Bau weitgehend denjenigen einer Gans in der Nachbrunst; die Kanälchen haben 120—180 μ Durchmesser, sehr weiten Hohlraum, der ganz mit abgestoßenen, unreifen zugrundegehenden Zellen angefüllt ist. Die Wandbekleidung besteht aus einer mehrfachen Lage unentwickelter Samenbildungszellen, Teilungen sind nirgends zu erkennen, dagegen werden dauernd neue Zellen unreif im Hoden abgestoßen.

Das Zwischengewebe ist in großer Menge vorhanden, auch es ist in seinem Bau weitgehend verändert (Textfig. 21), es erinnert weitgehend an das Zwischengewebe der Nachbrunst. Große, vollausgebildete Zwischenzellen finden sich in verhältnismäßig sehr geringer Menge, ihr Kern mißt 4—6 μ, er ist kugelförmig mit feinem Häutchen, kleinem Kernkörperchen und der bezeichnenden Anordnung des Gerüstes. Der Plasmaleib ist mit osmierbaren Körnern vollgestopft, bei der gewöhnlichen Behandlung erscheint er locker, wabig gebaut und setzt sich häufig nicht deutlich von der Umgebung ab. Soweit dies möglich ist, läßt sich feststellen, daß der Durchmesser der Zellen etwa 8—12 μ beträgt, sie sind also verhältnismäßig klein. Die große Masse der Zwischenzellenkerne zeigt aber

ein ganz anderes Bild, bald sind sie länglich spindelig, bald walzenförmig, bald gelappt nach einer oder auch nach mehreren Seiten zu zipfelförmig ausgezogen, bald sind sie sehr groß, 12—14 μ lang und 5—6 μ breit, bald wieder sehr klein, halten sie nur 2—3 μ Durchmesser. Meist bergen sie einen oder mehrere echte Kernkörperchen, ihr Gerüst ist fein, ebenso das Häutchen, der Kernsaft ist hell und klar. Manchmal trifft man auch auf Bilder, die an direkte Teilungen erinnern, viel häufiger jedoch auf untergehende Zellen, deren Kern ganz unregelmäßig erscheint oder

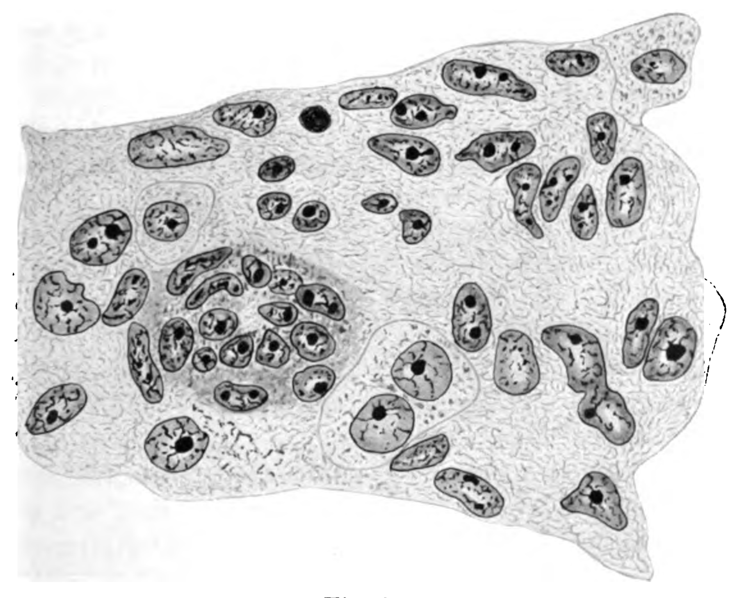


Fig. 21.

Zwischengewebe aus dem rechten Hoden einer Gans, die hochbrünstig war; dann wurde sie gemästet, bis sie unfruchtbar wurde. Ein Schnitt des Hodens bei schwacher Vergrößerung ist in Textfig. 9 dargestellt. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 12.

aber nur ein kleines, rundes Gebilde darstellt, das sich mit Eisenhämatoxylin tief dunkel färbt, aber keinen Bau erkennen läßt. Verhältnismäßig häufig findet man hier wieder Zellgruppen, wie sie in der Fig. 21 links unten dargestellt sind. Viele kleine Kerne der verschiedensten Form liegen sehr dicht beieinander, der zugehörige Plasmabezirk erscheint dunkler als sonst. Meist lassen die Kerne eine gewisse kranz- oder maulbeerförmige Anordnung erkennen. Wahrscheinlich handelt es sich hier um Stellen, an denen Kerne neugebildet werden oder, besser gesagt, in größerer Menge durch direkte Teilung neu entstehen. Oft sind auf weite Strecken hin keine Zellgrenzen zu erkennen, dann stellt das ganze Ge-

webe ein einziges Synzythium dar, das viele Kerne enthält, dessen Plasma wabig gebaut und vollkommen durchsetzt ist von größeren und kleineren Lipoidtropfen.

In diesem Zwischengewebe gehen also viele Zellen zugrunde, daneben werden aber andere neu gebildet, offenbar beteiligt sich das Zwischengewebe in der gleichen Weise wie in der Nachbrunst an der allgemeinen Rückbildung des Hodens. Wie ich schon im ersten Teil der Arbeit gezeigt habe und auch früher bei meinen Untersuchungen am Dohlenhoden (1919) dartun konnte, vermehrt sich die Menge der Zwischenzellen in der Nachbrunst nicht, sondern sie bleibt je nach der Tierart ungefähr gleich oder wird ebenso wie die Menge der Keimzellen vermindert, allerdings nicht so stark wie diese. (Im Gegensatz zu der Ansicht von Tandler und Grosz (1911), die auf einer falschen Beurteilung der bei Betrachtung des Einzelschnittes gewonnenen Eindrücke beruht.) Die Rückbildung wird aber im hier beschriebenen Fall gestört, oder wenigstens doch beeinträchtigt durch die Mast, die ja in der Zeit der Geschlechtsruhe eine Vermehrung des Zwischengewebes bedingt und offenbar auch hier einen ähnlichen Einfluß ausübt. Infolgedessen bildet es sich hier nicht so stark zurück wie sonst in der Nachbrunst und deshalb unterscheidet sich der hier beschriebene Hoden auch gerade im Bau des Zwischengewebes viel mehr von einem Nachbrunsthoden als im Verhalten der Keimzellen.

Es erscheint mir aber wichtig, darauf hinzuweisen, daß durch die Mast die Keimzellen auch hier schwer geschädigt sind, und daß die peripheren Geschlechtsmerkmale sich gleichlaufend mit dem generativen Hodenanteil zurückbilden; auch wieder ein sinnfälliger Beweis dafür, daß das geschlechtsspezifische Inkret von den Keimzellen und nicht von den Zwischenzellen abgesondert wird.

Zum Schluß sei auch noch das Verhalten der Zwischenzellen bei den beiden Versuchen beschrieben, die ich zuletzt geschildert habe. Zwei männliche Gänse wurden beide steril gemästet, bei beiden wurde dann die überreiche Fütterung ausgesetzt, beide wurden hochbrünstig. Darauf wurde dem einen jegliche Nahrung entzogen, der andere aber gemästet (s. S. 488).

Ich schildere zunächst das Verhalten beim Hungertier, dessen Hoden sich nicht wesentlich von denen eines gewöhnlichen, hochbrünstigen Gänserts unterscheiden. Allerdings sind sie wesentlich kleiner, was ich auf eine Schädigung durch die vorhergegangene Mast zurückführe. Die Keimzellen zeigen das gewöhnliche Verhalten. Auch die Menge des Zwischengewebes ist im Verhältnis zu den Kanälchen weder vermehrt

noch vermindert, die Kanälchen liegen sehr dicht und beeinflussen ihre Form gegenseitig zum Teil sehr stark, sie erscheinen wie aneinander gepreßt und zwischen ihnen finden sich in der Hauptsache nur länglich spindelförmige Zellen, größere Zellgruppen erkennt man wieder nur an den oft erwähnten Stellen (Textfig. 22).

Im Zwischengewebe finden sich auch hier wieder lange, große, spindelförmige Kerne, die bis zu 12 μ lang und 4 μ breit sind, ihr Häutchen ist deutlich, ebenso das Gerüst, dem sehr grobe Chromatinschollen anlagern, es fehlen jedoch zumeist die Kernkörperchen. Der schmale Plasmaleib birgt nur wenig osmierbare Körnchen. In den vollausgebilde-

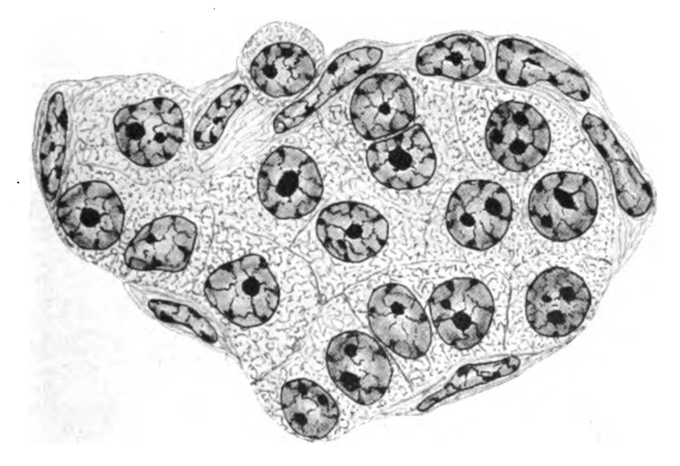


Fig. 22.
Zwischengewebe aus dem rechten Hoden einer Gans, die hochbrünstig war, dann steril gemästet wurde, dann wurde mit der Mast ausgesetzt bis das Tier wieder brünstig war, sodann bekam die Gans 20 Tage lang kein Futter. Gewichtskurve Textfig. 10. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 12.

ten Zwischenzellen, die sehr dicht beieinander liegen, fällt hauptsächlich das Verhalten der Kerne auf. Diese haben 5 bis höchstens 6 μ im Durchmesser, deutliches Häutchen, im Inneren ein bis drei Kernkörperchen und derbes Gerüst, das die bezeichnende radspeichenförmige Anordnung nicht so schön zeigt wie sonst. Einige der Kerne zeigen auch unregelmäßige Gestalt, dann fehlen in ihnen zumeist die Kernkörperchen. Die Plasmaleiber sind schmal, gut gegeneinander abgegrenzt, sehr häufig liegen aber zwei und mehr Kerne in einem Plasmabezirk. Der Durchmesser der Zellen beträgt nur 8—10 μ, selten mehr, auch sie sind mit Sudan III färbbaren Körnern vollgepfropft, die einzelnen Lipoidtropfen sind aber recht klein. Zellteilungen konnte ich nirgends beobachten, ebensowenig zugrundegehende Kerne.

Wie schon erwähnt unterscheidet sich das Zwischengewebe dieses Tieres kaum von dem eines gewöhnlichen Gänserts, es ist spärlich, die einzelnen Zellen sind klein, diese Erscheinungen gehen jedoch nicht über das Maß dessen hinaus, was man auch sonst manchmal bei brünstigen Gänsen feststellen kann.

Ein anderes Bild bietet das Zwischengewebe im Hoden der Gans, die zum zweiten Male im gleichen Jahre gemästet wurde (Gewichtskurve Fig. 11). Bei ihr sind die Hoden klein, die Samenbildung ist zwar gleichfalls im Gange, aber nicht sehr lebhaft, und deutlich ist zu erkennen,

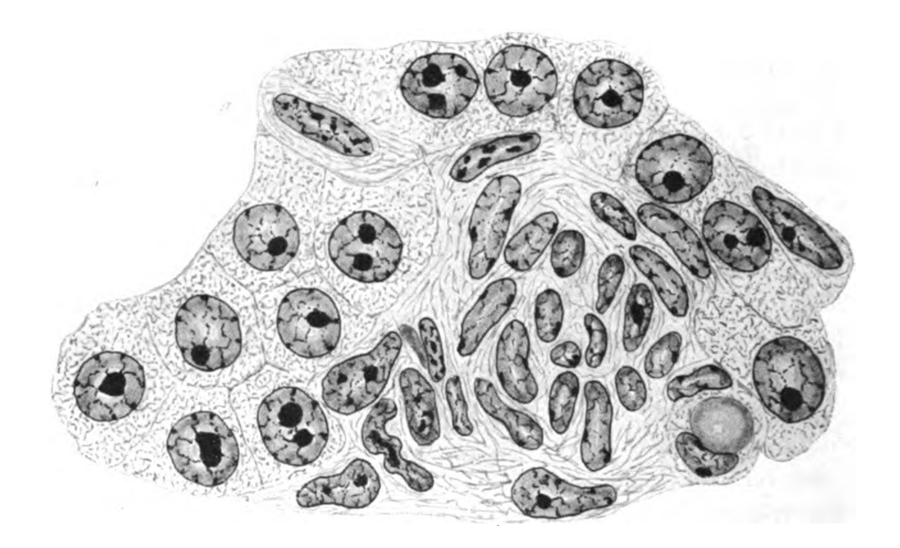


Fig. 23.
Zwischengewebe aus dem rechten Hoden einer Gans, die hochbrünstig war, dann steril gemästet wurde. Dann wurde mit der Mast ausgesetzt bis das Tier wieder brünstig war, sodann erneut 20 Tage lang gemästet. Gewichtskurve Fig. 11. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 12.

daß viele der Zellen im Inneren der Kanälchen geschädigt sind. Besonders schön geht dies aus der Tatsache hervor, daß sich im Nebenhoden massenhaft abgestoßene, unreife, zum Teil verklumpte Zellen finden.

Große Gruppen von Zwischenzellen liegen auch hier in der Hauptsache an den Stellen, wo drei und mehr Kanälchen zusammenstoßen (Fig. 23). Im ganzen ist aber zweifellos mehr Zwischengewebe vorhanden als beim eben beschriebenen Hungertier. Es finden sich verhältnismäßig viel gut entwickelte Leydigsche Zellen, ihr Kern ist bläschenförmig, hell, sein Häutchen fein, er birgt ein, höchstens zwei Nukleolen und zeigt sehr feines Gerüst in der bezeichnenden radspeichenförmigen Anordnung.

Die Kerne sind 5—7 μ groß, der Plasmaleib gut abgesetzt, feinwabig gebaut und enthält sehr reichlich osmierbare Körner, zum Teil in Form sehr großer Tropfen. Der Durchmesser der größeren Zellen beträgt 10—12 μ, manchmal noch mehr, er ist also ebenso wie der ihrer Kerne etwas größer als bei dem vorbeschriebenen Hungertier. Vor allem fällt hier aber wieder im Zwischengewebe die große Zahl der länglich-spindeligen und kleinen Kerne auf. Sie zeigen alle möglichen Formen, meist sehr feines Gerüst und liegen bald einzeln, bald aber in Gruppen beieinander, in welchem Fall man auch bei ihnen eine kranz- oder maulbeerförmige Anordnung erkennen kann. Manchmal finden sich auch Kerne, die sich auf direktem Wege teilen, zugrundegehende Zellen habe ich nicht angetroffen. Hier und da begegnet man im Zwischengewebe auch Zellen, deren Plasmaleib fast ganz von einem einzigen großen Fetttropfen ausgefüllt ist, der bis zu 8 μ Durchmesser halten kann. Der Kern lagert sich dann diesem Tropfen schalenförmig an, er ist platt gedrückt, verhältnismäßig klein und erinnert an denjenigen echter Fettzellen.

γ) Zusammenfassung der Befunde über die Zwischenzellen.

Fassen wir nun das Verhalten des Zwischengewebes, wie es sich in allen geschilderten Versuchen gezeigt hat, zusammen, so läßt sich zunächst sagen, daß seine Zellen sich im allgemeinen während der Mast vermehren und meistens auch vergrößern. Besonders deutlich tritt die Vermehrung zutage, wenn die Gans in der Zeit der Geschlechtsruhe gemästet wird. Aber auch wenn die Mast in der Vorbrunst oder in der Hochbrunst erfolgt, so erkennen wir stets, daß die Zwischenzellen größer und zahlreicher sind als gewöhnlich. Ihr Verhalten erscheint da jedoch besonders verwickelt, weil sich ja an ihnen schon physiologischerweise während der einzelnen Zeiten des Jahres recht wesentliche Veränderungen abspielen. So vermehrt sich das Zwischengewebe während der ersten Vorbrunst nur verhältnismäßig wenig, hier werden fast alle dem Hoden zugeführten Nährstoffe zum Aufbau der sich jetzt besonders lebhaft teilenden Samenzellen verwendet und zu diesem Zweck auch größtenteils die Lipoide aus den Zwischenzellen abgegeben. Auch zu Beginn der Brunst ist die Menge des Zwischengewebes noch gering, sie steigt aber während der Brunst nicht unerheblich und zwar in dem gleichen Maße, wie sich die Samenbildung verlangsamt und die Rückbildungsvorgänge in den Kanälchen zunehmen. Schließlich in der Nachbrunst bildet sich auch das Zwischengewebe wieder zurück.

Der Einfluß der Mast auf das Zwischengewebe ist immer deutlich zu erkennen, er äußert sich aber in verschiedener Weise, je nach dem

Zustand, der natürlichen Entwicklung, in dem sich das Zwischengewebe befindet. Hier ist das Verhalten des Keimgewebes eindeutiger, es wird zu jeder Zeit des Jahres und in jedem Entwicklungszustand durch die übergroße Nahrungszufuhr geschädigt, vorausgesetzt, daß tatsächlich große Fettmassen im Körper gebildet werden können. Dies tritt immer ein, wenn die Mast anschlägt. Nur wenn in der Vorbrunst, also in der Zeit der lebhaftesten Keimzellenbildung, ein Tier gemästet wird, so kann die zwangsweise Ernährung sogar fördernd auf die Keimzellenbildung einwirken und verhindert dann den natürlichen Brunstgewichtsverlust. In solchen Fällen werden eben die zugeführten Nährstoffe zum Aufbau der Keimzellen verwendet. Die Mast schlägt in diesem Falle nicht an. Werden aber in der Vorbrunst außergewöhnlich große Nährstoffmengen zugeführt, — was nur ganz vereinzelte Tiere vertragen, — weit mehr als die Hoden jemals verbrauchen können, so werden sie auch in der Vorbrunst schwer geschädigt.

In jedem Fall läßt sich nun einwandfrei zeigen, daß Hand in Hand mit dieser Schädigung der Keimzellen die Rückbildung oder Unterentwicklung der peripheren Geschlechtsmerkmale einhergeht, die besonders sinnfällig zu erkennen ist an der Entwicklung des Gliedes und am ganzen Verhalten der Tiere. Da die Ausbildung dieser Merkmale zweifellos von der inkretorischen Hodentätigkeit abhängt, so bilden gerade die Ergebnisse aller dieser Mastversuche neue Beweise dafür, daß eben das geschlechtsspezifische Inkret der Hoden von den Keimzellen selbst abgesondert wird.

Das Verhalten des Zwischengewebes ist, wie schon erwähnt, etwas schwerer zu verstehen. Wenn wir sehen, daß es sich bei der Mast während der Geschlechtsruhe vermehrt, so spricht dies dafür, daß in ihm Stoffe gespeichert werden, die der Körper in der gleichen Zeit in überflüssiger Weise ansetzt. Es spricht auch dafür, daß die Zwischenzellen überhaupt die Aufgabe haben, Nährstoffe für die Keimzellen zu sammeln. Damit ließe sich ja auch in Einklang bringen, daß sich bei solchen gemästeten Tieren die Hoden, wenn sie es überhaupt noch tun, besonders rasch entwickeln können, d. h. wenn die Mast rechtzeitig unterbrochen wird. Es stehen dann eben zur Ausbildung der Keimzellen besonders viel Nährstoffe zur Verfügung; wenn die Keimzellen aber durch die langdauernde Mast zu schwer geschädigt werden, so können sie sich eben im gleichen Jahre nicht mehr entwickeln und die reichlichen im Zwischengewebe gespeicherten Nährstoffe nicht mehr ausnutzen.

Im eben besprochenen Fall liegen also die Verhältnisse einfach, insofern als die Keimzellen ihr Verhalten während des ganzen Versuches

gar nicht ändern, sondern nach wie vor in der Ruhe verharren, es gehen höchstens einige von ihnen zugrunde. Ganz anders, wenn die durch die Mast bewirkte Schädigung der Hoden in einen Zeitabschnitt fällt, in dem sich die Keimzellen mehr oder weniger stark vermehren. Wenn sie sich dabei vollkommen zurückbilden, auf den Zustand der Ruhe, so verändern sich auch die Zwischenzellen in entsprechender Weise, d. h. auch sie bilden sich zunächst zurück, allerdings nicht so stark wie sie es physiologischerweise in der Nachbrunst tun. Der sich rückbildende Hoden hat offenbar nicht die Fähigkeit, gleichzeitig größere Mengen von Nährstoffen in sich zu speichern. Wahrscheinlich wohl deshalb, weil seine Rückbildung sonst allgemein in einen Zeitabschnitt fällt, in dem der durch Vorbrunst und Brunst stark in Anspruch genommene Körper sich erholt, also seinerseits alle ihm zur Verfügung stehenden Stoffe benötigt. Damit steht ja auch im Einklang, daß alle die Gänse, bei denen sich die Hoden als Folge der Mast zurückbildeten, besonders stark Fett ansetzten und deshalb an Körpergewicht zunahmen.

Es ist aber noch etwas anderes zu berücksichtigen. Bei der Rückbildung wird sicher ein großer Teil der abgestoßenen Keimzellen unmittelbar im Hoden resorbiert. Dies lehren ja besonders auch die Befunde an Tieren, bei denen der Samenabfluß zwischen Hoden und Nebenhoden unterbunden wurde, ich verweise hier auch auf meine eigenen Beobachtungen an einem »verjüngten« Hund (1925). Der ganze Hoden ist da also auf Resorption eingestellt und mit diesem Vorgange läßt es sich nicht in Einklang bringen, daß gleichzeitig größere Mengen aufgespeichert werden. Jedenfalls läßt sich aber das Verhalten der Zwischenzellen in allen diesen Versuchen in keiner Weise mit der Absonderung eines geschlechtsspezifischen Inkretes in Zusammenhang bringen, es spricht vielmehr in keiner Weise gegen, sondern sehr für ihre ernährende Aufgabe. Ich werde dies anläßlich meiner Hühnerversuche weiter unten noch einmal im Zusammenhang zu besprechen haben.

2. Das Verhalten weiblicher Gänse.

a) Die gewöhnlichen Veränderungen im Bau des Eierstockes.

Da ich meine Versuche in dieser Mitteilung abzuschließen gedenke, so beschreibe ich hier auch gleich meine Beobachtungen an weiblichen Gänsen, die in jeder Hinsicht einfacher zu verstehen sind als die vorherbeschriebenen an männlichen Tieren ausgeführten. Hauptsächlich deshalb, weil die Eierstöcke wesentlich empfindlicher gegenüber jeder Beeinflussung sind. Zunächst galt es wieder das Verhalten bei den Tieren festzustellen, wie es sich für gewöhnlich im Verlaufe eines Jahres abwickelt.

In der ersten Zeit des Lebens zeigen die weiblichen Gänse zunächst keine Unterschiede gegenüber den Männchen, nach dem Schlüpfen nehmen sie in der gleichen Weise an Gewicht zu und ich darf deshalb in dieser Hinsicht auf meine früheren Ausführungen hinweisen. Im Alter von 12 bis 14 Wochen ist auch die weibliche Gans ausgewachsen, bei den von mir benützten, leichten Rassen beträgt das Gewicht dann etwa 4000 g. Bei mittlerer Ernährung hält es sich ziemlich gleichmäßig auf dieser Höhe bis zur Vorbrunst, dann aber zeigen sich recht wesentliche Unterschiede gegenüber den Männchen; während diese nämlich in der

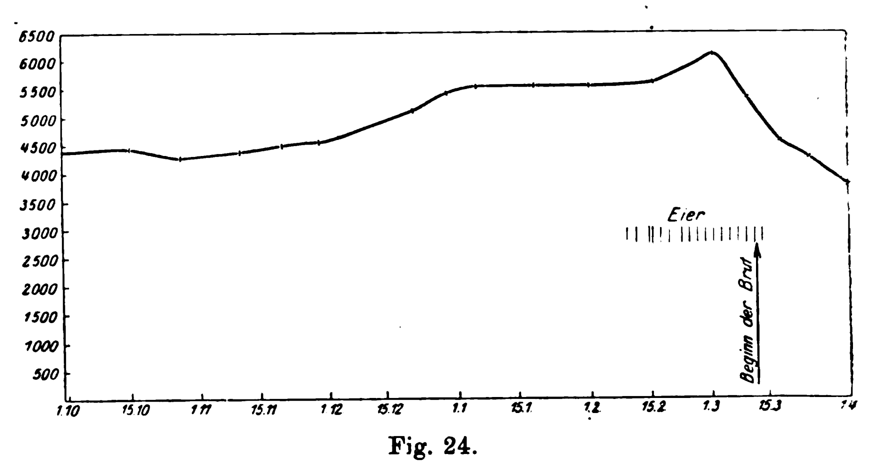


Fig. 24.

Gewichtskurve einer weiblichen Gans; beginnt in der Zeit der Geschlechtsruhe und zeigt das Verhalten in der Vorbrunst, während des Legens und im Anfang des Brütens.

Vorbrunst an Gewicht verlieren, bleibt die weibliche Gans gleich schwer oder nimmt sogar noch an Gewicht zu.

Ich will dieses Verhalten gleich an Hand eines Einzelfalles besprechen und vermittelst einer Gewichtskurve (Fig. 24) erläutern. Die betreffende Gans war am 6. IV. 23 geschlüpft. Am 6. V. wog sie 340 g, am 6. VI. 2250 g, am 6. VII. 3800 g, am 6. VIII. 4000 g, von da ab stieg das Gewicht nur sehr langsam und betrug am 1. X., an dem Tage, an dem die Kurve beginnt, 4400 g. Nach weiteren zwei Monaten, also am 1. XII. 4600 g. Die weiblichen Tiere des gleichen Geleges zeigten im Dezember deutliche Vorbrunsterscheinungen und auch das Tier selbst erwies sich gegenüber den Liebeswerbungen der Männchen nicht mehr ablehnend. Ein Gewichtsverlust war aber bei ihm nicht festzustellen, im Gegenteil die Gans nahm jetzt recht erheblich zu und wog am 1. I. 24 5510 g. Dann stockte der Gewichtsanstieg etwas, es trat aber auch kein Rückgang ein. Ende Januar begann die Gans ein Nest zu bauen und ließ

sich von da ab regelmäßig treten. Am 10. II. legte sie das erste Ei und von da ab regelmäßig weiter, bis zum 15. III., im ganzen 17 Eier, mit meist zwei Tagen Abstand. Bis zum 23. II. stieg dabei das Körpergewicht noch sehr erheblich. Bis zu diesem Tage lief das Tier auch noch mit der Herde herum, bedeckte die im Nest belassenen Eier stets sorgfältig und kümmerte sich sonst nicht darum. Vom 23. II. ab begann die Gans zu brüten. Anfangs saß sie nur wenig ruhig, dann wurde sie immer ruhiger und verließ ihr Nest vom 10. III. ab eigentlich nur noch des morgens und abends für kurze Zeit, um Nahrung aufzunehmen. Die Gans fraß dabei weit weniger als früher. Vom 12. III. ab brütete sie ganz fest. Von dem Augenblick an, wo das Tier zu brüten begonnen hatte, ging das Körpergewicht sehr stark zurück, es betrug am 2. IV., wo das Tier geschlachtet wurde, nur noch 3850 g.

Aus der Kurve sind auch die einzelnen Tage der Eiablage zu sehen, im allgemeinen legte das Tier jeden zweiten Tag, nur zwischen dem zweiten und dritten Ei ist eine dreitägige Pause, dafür wurde das vierte Ei schon am nächsten Tag gelegt. Dann trat noch einmal zwischen dem sechsten und siebenten Ei eine dreitägige Pause ein. Durchschnittlich wog jedes Ei 140 g, das Gesamtgewicht aller abgelegten Eier betrug 2378 g. Bei Beginn der Eiablage, also am 10. II., wog die Gans 5610 g. Nach der Ablage, am 14. III., 4830 g. Sie hatte also während der Zeit des Legens 780 g an Gewicht eingebüßt, also weit weniger als dem Gewicht der abgelegten Eier entspräche. Dabei muß aber noch berücksichtiget werden, daß das Tier bis zu dem Tage, an dem es das siebente Ei ablegte (23. II.) noch an Gewicht zunahm. An diesem Tage wog es 5900 g.

Schon diese Tatsache der Zunahme während der ersten Tage lehrt, daß die spätere Gewichtsabnahme nicht einzig und allein auf die Eiablage zurückzuführen ist. Der Gewichtsverlust setzt vielmehr erst ein und zwar gleich mit großer Heftigkeit, in dem Zeitpunkte, in dem die Gans zu brüten beginnt, wo sie sich also ruhiger verhält und vor allem viel weniger Nahrung zu sich nimmt. Demnach kann der Gewichtsverlust nicht durch das Verhalten des Eierstockes bedingt sein, sondern er ist einfach eine natürliche Folge der stark verminderten Nahrungsaufnahme während des Brütens.

Stellen wir nun das Verhalten des Körpergewichtes auch hier dem Verhalten der Keimdrüsen gegenüber, wie ich es bei zahlreichen Prüftieren festgestellt habe. Ich kann mich bei dieser Schilderung kurz fassen, da die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, wie diejenigen, die ich schon früher beim Haushuhn (1919) und bei der Dohle (1920) geschildert habe.

Bei der 12 Wochen alten, aber ausgewachsenen Gans, im Juli oder August, ist der Eierstock sehr klein, 12 —15 mm lang und 8—10 mm breit, an der Oberfläche sind einige tiefe Furchen zu erkennen, besonders die eine, für jeden ruhenden Vogeleierstock bezeichnende Querfurche. Man sieht hier aber noch keine Follikel, die sich kalottenförmig über die Oberfläche erheben (Fig. 25).

In der Folgezeit vergrößert sich der Eierstock nur wenig, Mitte bis Ende Oktober ist er etwa 21 mm lang und 16 mm breit, die Oberfläche ist jetzt sehr stark gefurcht, es sind auch schon einige größere Follikel zu erkennen, die sich halbkugelförmig über die Oberfläche erheben und bis 4 mm Durchmesser besitzen (Fig. 26).

Von nun ab ändert sich das Bild des Eierstockes sehr erheblich, das Follikelwachstum beginnt, die einzelnen Eier vergrößern sich, erheben



Fig. 25.
Eierstock einer 12 Wochen alten, eben ausgewachsenen Hausgans, die am 6. 8. 1920 getötet wurde. 4/5 der nat. Größe.



Fig. 26.
Eierstock einer 8 Monate alten Hausgans, die am 15. 10. 1920 getötet wurde. 4/5 der natürlichen Größe.

sich dabei über die Oberfläche und sind bald nurmehr durch dünne Stiele mit dem Eierstock verbunden, der sich seinerseits, hinsichtlich seines Grundgewebes nicht so stark vergrößert. Schon Mitte November finden sich vereinzelte gestielte Follikel von 6—7 mm Durchmesser.

Gleichzeitig verändert sich auch der Legedarm. Während er vorher nur ein dünnes 2—3 mm starkes Rohr darstellt, das leicht geschlungen in der linken Seite des Körpers verläuft, nimmt er jetzt sowohl an Länge als auch an Dicke zu, er verläuft bald weit stärker gewunden, später dann in zahlreichen Schlingen. Dabei verdickt sich das kaudale Ende, die Gebärmutter, viel erheblicher als der kraniale Abschnitt, der eigentliche Eileiter. Diese Unterschiede machen sich schon Mitte Oktober geltend, schon da beträgt der Durchmesser der Gebärmutter 6 mm, der des Eileiters aber nur 4 mm, das ganze Gebilde ist etwa 12 cm lang, während es früher kaum eine Länge von 8 cm besitzt.

Bei einer am 27. XI. getöteten Gans ist der Eierstock (Fig. 27) 45 mm lang, 32 mm breit, er hat sich also schon sehr stark vergrößert, die Ober-

fläche besteht ganz aus kalottenförmig vorgewölbten, zum Teil schon gestielten Follikeln, deren größter 11 mm im Durchmesser hält. Im ganzen sind 38 Follikel von über 6 mm Durchmesser vorhanden, die sich deutlich abheben. Diesem Zustand des Eierstockes entsprechen auch die Veränderungen am Legdarm, er ist jetzt 25 cm lang, die Gebärmutter 11,5 mm, die Tube ist 6 mm dick.

Die weiteren Umgestaltungen des Eierstockes sind nun verschieden, sie hängen vom Beginn der eigentlichen Brunst ab, der sich bei den einzelnen Tieren gegebenenfalls auch unter dem Einfluß der Witterung



Fig. 27.
Eierstock einer 10 monatlichen Gans, die am 27. November 1920 getötet wurde. 4/5 der nat. Größe.

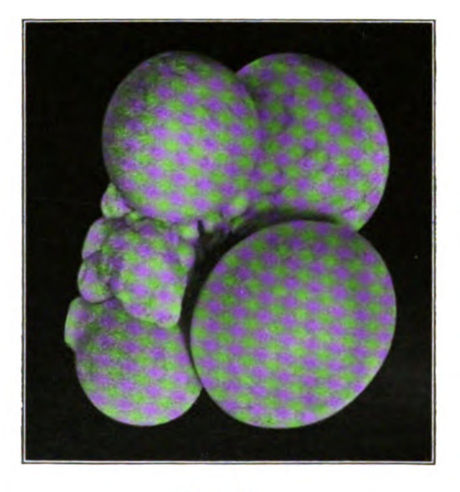


Fig. 28.
Eierstock einer 11 Monate alten Gans, die am 22. Dezember 1920 getötet wurde. 4/5 der nat. Größe. Der Follikel in der Mitte links bildet sich zurück.

verschiebt. Bei Gänsen, die schon Ende Januar, Anfang Februar mit der Eiablage beginnen, wächst der Eierstock schon im Dezember sehr rasch zu erheblicher Größe heran. Bei einer am 22. XII. getöteten Gans finden sich im Eierstock sechs gestielte, gelbe Follikel (Fig. 28, Durchmesser 38,0 mm, 36,5 mm, 29,0 mm, 22,0 mm, 17,0 mm, 12,0 mm), daneben noch erheblich viele kleinere von 10 mm Durchmesser und darunter. Außerdem sind jetzt meist vereinzelte Follikel zu erkennen, die sich in Rückbildung befinden, wie an der stark gerunzelten Oberfläche und an dem besonderen Verhalten der Blutgefäße zu erkennen ist. So lange diese Rückbildungsvorgänge keinen größeren Umfang annehmen, handelt es sich bei ihnen ja um physiologische Vorkommnisse, die sich in jedem Eierstock ermitteln lassen.

Bei einer Gans, die am 3. II. 24 getötet wurde, an dem Tage, an dem sie das erste Ei legte, ist der Eierstock sehr groß. An ihm hängen elf große gestielte Follikel (Fig. 29, Größe 42, 39, 35, 32, 28, 27, 20, 19, 18, 16, 11 mm), daneben massenhaft kleinere von 10 mm und weniger Durchmesser. Der Eierstock zeigt jetzt eben das bezeichnende Bild wie

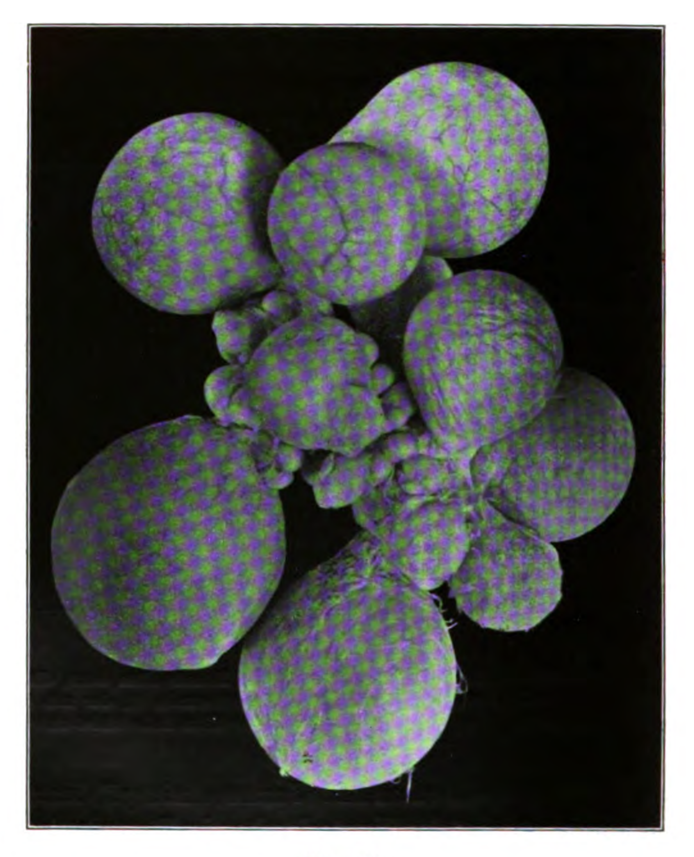


Fig. 29.
Eierstock einer geschlechtsreifen Gans, die am 3. 2. 1924 getötet wurde, an dem Tage, an dem sie das erste Ei legte. 4/5 der nat. Größe.

wir es stets bei Vögeln während der Legezeit zu sehen gewohnt sind. Aus dem Durchmesser ließe sich auch hier leicht berechnen, wie schnell die einzelnen Follikel heranwachsen.

Mächtig vergrößert hat sich auch der Legedarm, er ist jetzt 54 cm lang, im Bereiche der Gebärmutter 28 mm, im Bereiche des Eileiters 12—20 mm dick. Die starke Vergrößerung, die der Eierstock erfahren

hat, ist ja weit besser als aus jeder Beschreibung aus den Fig. 25—29 zu erkennen. Sie wird auch recht gut verständlich, wenn wir die Gewichte miteinander vergleichen. Im November, bevor die Follikel stärker gewachsen sind, und sich über die Oberfläche zu erheben beginnen (Fig. 26), wiegt der Eierstock 0,8—1,2 g. Sind die ersten gestielten Follikel zu erkennen, sie haben etwa 5—6 mm Durchmesser, dann wiegt der ganze Eierstock etwa 2 g. Zu Beginn der Legezeit (also z. B. der zuletzt beschriebene Eierstock, Fig. 29), wiegt das ganze Organ 198 g, bei Tieren, die viel Eier ablegen, noch mehr; also etwa 100 mal soviel wie zwei Monate früher.

Eine ähnliche Gewichtszunahme zeigt auch der Legedarm. In der Zeit völliger Geschlechtsruhe wiegt er beim ausgewachsenen Tier 1,5 bis 2,5 g, zu Beginn der Legezeit dagegen 110—120 g. Er vermehrt seine Masse also ungefähr um das fünfzigfache. Im Ganzen nehmen die Geschlechtsorgane der Gans in der Vorbrunst etwa 300 g an Gewicht zu und zum Teil wird dadurch sicher die Steigerung des Gesamtgewichtes erklärt, die sich in dieser Zeit beobachten läßt.



Fig. 30.
Eierstock einer Gans, die 14 Eier abgelegt hatte, bei Beginn der Brütezeit. 4/5 der nat. Größe.

Während der ersten Zeit der Eiablage bleibt der Eierstock in seiner Größe unverändert, der durch den Austritt der Eier entstandene Verlust wird stets dadurch gedeckt, daß neue, kleinere Follikel heranwachsen. Gegen Ende der Legezeit hört dieser Nachschub aber auf. Die kleinen Follikel wachsen nicht mehr, im Gegenteil, sie bilden sich sogar wieder zurück, werden atretisch und gehen zugrunde, in gleicher Weise wie die im Eierstock zurückgebliebenen Kelche. Dadurch, besonders aber natürlich dadurch, daß der Inhalt der großen Follikel ausgestoßen wird, verkleinert sich der Eierstock sehr rasch wieder. Bei einer Gans, die in der Zeit vom 17. I. bis 16. II. 14 Eier gelegt hat, die am 16. II. getötet wird, weil sie fest brütet, ist der Eierstock (Fig. 30) klein, er wiegt nur noch 23,6 g und enthält keine größeren Follikel mehr, dagegen finden sich die 14 Kelche in allen Zuständen der Rückbildung und noch eine Reihe kleiner Follikel von 10 mm Durchmesser und darunter, die aber auch schon zum größten Teil Zeichen des beginnenden Unterganges an sich tragen, ihre Oberfläche ist gerunzelt, unregelmäßig, höckerig.

Im histologischen Schnitt erkennt man die bezeichnenden Veränderungen am Keimbläschen, zum Teil auch schon Wucherungen des Epithels, alles Vorgänge, durch die ja die Rückbildung ungeplatzter Follikel eingeleitet wird. Die Kelche bilden sich verhältnismäßig langsam zurück, an ihnen sehen wir die gleichen Veränderungen, die Hett (1923) an den Kelchen der Dohle beschrieben hat. Es bilden sich also auch bei der Gans gelbe Körper aus, in der gleichen Weise wie dies wohl bei allen Vögeln statt hat. Näher auf diese Erscheinungen einzugehen, ist hier nicht nötig, ich verweise in dieser Hinsicht auf die gründliche Arbeit von Hett.

Während der Brut schreitet dann die Rückbildung des Eierstockes sehr rasch vorwärts, wahrscheinlich wird sie auch durch die stark verminderte Nahrungsaufnahme beschleunigt. Wenn die jungen Tiere ausschlüpfen, ist der Eierstock der Mutter gewöhnlich schon so klein, wie vor dem Beginn der Brunst, auch der Legdarm hat sich dann zurückgebildet. Eine Ausnahme machen nur diejenigen Gänse, die in einem Jahre zweimal nacheinander brüten. Bei ihnen ist der Eierstock beim Ausschlüpfen der Jungen der ersten Brut größer, an seiner Oberfläche sind einige halbkugelförmige und gestielte Follikel zu erkennen, auch der Legdarm hat sich nicht so stark zurückgebildet, wie bei den anderen Weibchen. Beide Organe entwickeln sich dann nochmals in der gleichen Weise wie in der Vorbrunst, große Follikel reifen heran und Hand in Hand damit vergrößert sich auch wieder der Legdarm. Erst nach der zweiten Brut bilden sich bei diesen Gänsen die Geschlechtsorgane vollkommen auf den Ruhezustand zurück.

Auch bei der Gans ist die Ausbildung der peripheren Geschlechtsmerkmale, unter denen die Entwicklung des Legdarmes besonders auffällt, vollkommen von der inkretorischen Tätigkeit des Eierstockes abhängig. In dem Maß, in dem die Follikel heranwachsen, vergrößert sich auch der Legdarm und es ist auch hier ganz offensichtlich, daß das geschlechtsspezifische Inkret von den Keimzellen selbst bzw. von den Follikelepithelien abgesondert wird und nicht etwa von den Zwischenzellen des Eierstockes, die beim Vogel überhaupt nur eine untergeordnete Rolle spielen. Ihr Verhalten läßt sich in keiner Weise mit irgendwelchen Veränderungen in Zusammenhang bringen, die sich am übrigen Körper abspielen und auf die Fernwirkung des Eierstockes zurückzuführen sind.

Vergleichen wir nun das hier an den weiblichen Tieren geschilderte Verhalten mit den bei den Männchen festgestellten Erscheinungen, so fällt vor allem auf, daß bei den Weibchen der für das Männchen so bezeichnende hohe Vorbrunstgewichtsverlust fehlt. Des weiteren ist

besonders hervorzuheben, daß auch während der ersten Zeit der Eiablage das Körpergewicht nicht zurückgeht, obwohl doch gerade da am meisten Dotter gebildet wird. Die Veränderungen des Eierstockes selbst sind für den Gesamtkörper nicht so eingreifend wie die des Hodens, d. h. sie sind nicht so deutlich an Gewichtsschwankungen zu erkennen. Die weibliche Gans verliert im allgemeinen erst dann an Körpergewicht, wenn sie brütet, vor allem deshalb, weil sie dann nur sehr wenig Nahrung zu sich nimmt. Sobald die Brut beendet ist, stellt sich auch wieder der alte Hunger ein und dann wird der Gewichtsverlust rasch ausgeglichen. Selbstverständlich lag es nahe, festzustellen, ob dieser Gewichtsverlust während des Brütens ausbleibt, wenn die Gans gestopft wird. Eine solche Ermittlung ist unmöglich, denn eine Gans, die man während des Brütens stopft, streikt, sie verläßt das Nest, brütet nicht mehr weiter, und dadurch ist der Versuch beendet.

Der Gegensatz im Verhalten der Keimdrüsen bei beiden Geschlechtern, auf den ich früher schon oft hingewiesen habe, besteht ja hauptsächlich darin, daß im Hoden eine sehr große Menge von Zellen neugebildet wird. Bei dauernd brünstigen Arten während des ganzen Jahres, bei periodisch brünstigen nur in der Vorbrunst und Brunst. Dabei werden im Hoden sehr viel mehr Stoffe umgesetzt als rein räumlich gedacht zum Aufbau der neugebildeten Zellen notwendig sind. Diese Nährstoffe werden dem Gesamtkörper entzogen und deshalb nimmt er, besonders bei periodisch brünstigen Arten in der Vorbrunst, sehr stark an Gewicht ab. Im Eierstock dagegen werden bei den höheren Arten während des späteren Lebens ja keine neuen Zellen mehr gebildet, sondern es wachsen nur die schon vorhandenen Eierstockseier heran, sie häufen dabei allerdings bei Arten mit großen Eiern sehr erhebliche Nährstoffmengen in sich an. Gleichzeitig vermehren sich die Follikelepithelzellen. Im ganzen ist die Zellbildung und wohl auch der Stoffumsatz im Eierstock lange nicht so stark wie im Hoden. Auch der Eierstock bezieht aber die Stoffe, die er zu seinem Aufbau benötigt, aus dem Gesamtkörper, teilweise werden sie sogar unmittelbar in den großen, rasch wachsenden Follikeln aufgespeichert und dabei lange nicht so stark umgesetzt, wie im Hoden. Infolgedessen beeinflußt der Eierstock den Gesamtkörper zwar nicht so sinnfällig wie der Hoden, ist aber seinerseits wieder vielmehr abhängig vom Gesamtkörper und wird durch den Allgemeinzustand noch viel stärker beeinflußt als die männlichen Keimdrüsen. Dies geht auch wieder aus den Ergebnissen der Mastversuche hervor, die ich im folgenden schildern werde. Die Versuche sind in ihren Ergebnissen durchaus eindeutig, ich kann mich deshalb bei ihrer Schilderung kurz fassen.

b) Das Verhalten der Eierstöcke während der Mast.

Zunächst darf ich das eine vorausschicken: eine weibliche Gans läßt sich eigentlich stets leicht mästen, sie verhält sich im ganzen viel ruhiger als die Männchen und widersetzt sich auch bei der zwangsweisen Fütterung weniger, oder meist gar nicht. So kommt es auch nur ganz selten vor, daß eine weibliche Gans als Folge des Stopfens zugrunde geht. Es gelingt deshalb auch leicht, das Gewicht in 4—6 Wochen um 2000 g und mehr zu steigern. Bei ganz strenger Mast, wie sie in den Geflügelzüchtereien vorgenommen wird, nehmen die Tiere teilweise in 3 bis 4 Wochen bis zu 4000 g zu. Da sich das Verhalten des Gesamtkörpers,

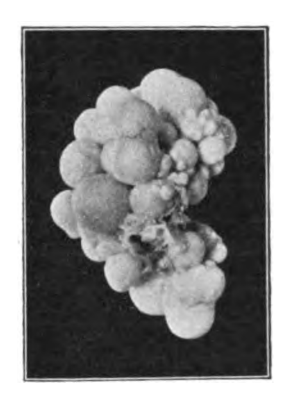




Fig. 31.

Rechts Eierstock einer Gans, die vom 12. 11. 21 ab gemästet und am 12. 1. 22 getötet wurde; Eierstock des Prüftieres links. 4/5 der nat. Größe.

wenigstens in der Zeit der Geschlechtsruhe, beim Weibchen nicht von dem des Männchens unterscheidet und sich auch bei der Mast ganz ebenso verhält, so kann ich in dieser Hinsicht auf die im ersten Teil der Arbeit mitgeteilten Befunde verweisen.

Eine weibliche Gans aus der Jungbrut 1921 wird vom 12. XI. 21 ab gestopft. Das Gewicht beträgt an diesem Tage 4300 g, das Tier nimmt gut zu. Am 12. I. 22 beträgt das Gewicht 5850 g, das Tier wird getötet. Fig. 31 zeigt rechts den Eierstock des Versuchstieres, links den des gleichaltrigen Prüftieres[1]. Der Unterschied ist ohne weiteres sinnfällig, bei der Mastgans ist der Eierstock kleiner als bei dem Prüftier, er besitzt eine Größe wie in der Zeit der Geschlechtsruhe, es sind keine größeren Follikel vorhanden, nur ganz selten sind an der Oberfläche kalottenförmige Vorwölbungen zu erkennen, sonst sieht man nur die

[1] Das Tier hätte erst im Februar mit dem Legen begonnen.

tiefen Furchen. Dementsprechend ist auch der Legdarm noch nicht entwickelt, er ist 10 cm lang und hält im Bereiche der Gebärmutter 3 mm, im Bereiche der Tube 2 mm im Durchmesser. In der gleichen Weise wie bei männlichen Gänsen, wird also durch die Mast, dies konnte ich auch noch in zahlreichen anderen Versuchen feststellen, die Entwicklung des Eierstockes unterdrückt, das Ovar verharrt auf dem Ruhezustand, wenn die überreichliche Fütterung in der Zeit der Geschlechtsruhe beginnt.

Es lag mir nun daran, auch festzustellen, wie sich der Eierstock verhält, wenn die Mast erst in der Zeit einsetzt, in der die Follikel schon stärker gewachsen sind. Auch hierfür nur ein Beispiel. Eine Gans aus der Frühjahrsbrut 1923 wiegt am 15. XII. 23 4350 g. Sie wird von diesem Tage an gestopft, nimmt gut zu und wiegt am 3. II. 24 6280 g. An diesem Tage legt eine Gansschwester des Tieres, die bei der Herde belassen war, das erste Ei. Beide Tiere werden getötet. Der Eierstock des Prüftieres ist oben schon beschrieben und in Fig. 29 abgebildet.

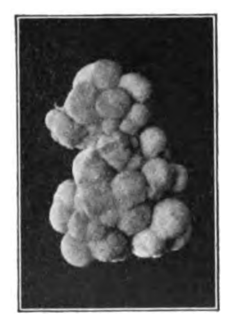


Fig. 32.
Eierstock einer Gans, die vom 15. 12. 1923 bis zum 3. 2. 1924 gemästet wurde. 4/5 der nat. Größe; man vergleiche dazu den Eierstock des nicht gemästeten Prüftieres, der in Fig. 29 bei gleicher Vergrößerung abgebildet ist.

Bei der Mastgans ist der Eierstock wesentlich kleiner (Fig. 32). Der größte Follikel hat nur 8 mm Durchmesser, außerdem sind wenig gestielte Follikel vorhanden, von denen einige schon äußerlich deutliche Zeichen der Rückbildung zeigen. Bei der Untersuchung im Mikroskop ergibt sich, daß in den drei größten der Follikel das Keimbläschen zerfallen ist, das Epithel zu wuchern beginnt, ebenso auch bei einer ganzen Anzahl der kleineren. Auch in diesem Falle ist der Eierstock also auf dem Entwicklungszustand stehen geblieben, den er zu Beginn der Mast inne hatte, das Follikelwachstum ist zum Stillstand gekommen und ein großer Teil der Follikel bildet sich zurück. Im Gegensatz zu der Mast in der Zeit der Geschlechtsruhe, bei der sich im Mikroskop keine deutlichen Schädigungen, sondern nur eine Wachstumshemmung am Eierstock nachweisen läßt, sehen wir hier, als Folge der überreichlichen Ernährung nicht nur Wachstumshemmung, sondern auch Rückbildungen eintreten, die weit über das physiologische Maß hinausgehen.

Als dritten Versuch beschreibe ich eine weibliche Gans, die ich schon im ersten Teil der Arbeit erwähnt habe, sie stammt aus der Aprilbrut 1921 und wog am 14. I. 22 4350 g. Von da ab nahm sie etwas an Gewicht ab. Am 1. und 3. II. legte sie je ein Ei, am 4. II. betrug das Gewicht

4000 g, von da ab wurde das Tier gestopft. Es nahm gut zu, schon am 10. III. wog es 5900 g. Wesentlich ist, daß es vom Tage des Stopfens an nicht mehr gelegt hatte. Eine Schwester hatte in der gleichen Zeit 18 Eier abgelegt.

Bei der Sektion zeigt sich, daß das Tier sehr fettreich ist, vor allem fällt aber auf, daß der Eileiter, obwohl das Tier zwei Monate lang nicht gelegt hat, ganz den Bau zeigt, wie bei einer legenden Gans. Er wiegt 95 g, ist 56 cm lang, im Bereich der Gebärmutter 26 mm, im Be-

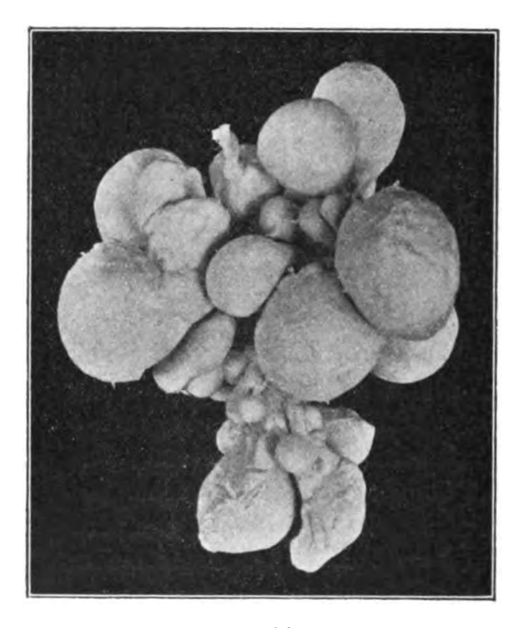


Fig. 33.
Eierstock einer Gans, die am 1. u. 3. 2. 1922 je ein Ei abgelegt hatte, von da ab wurde sie gemästet und legte nicht mehr, am 10. 3. 1923 wurde sie getötet. 4/5 der nat. Größe; man vergleiche damit Fig. 29 und 30.

reich der Tube 20—24 mm dick. Der Eierstock zeigt folgenden Bau, der ja auch aus der Fig 33 deutlich zu erkennen ist. Er ist noch recht groß, hat sich also auch seinerseits nicht ganz zurückgebildet, doch unterscheidet er sich schon äußerlich recht wesentlich vom Eierstock einer Gans, die erst zwei Eier gelegt hat. Es sind 17 gestielte Follikel vorhanden, ihre Größe ist folgende: 27, 25, 23, 20, 19, 18, 17, 17, 16, 16, 16, 15, 14, 13, 12, 11, 11 mm. Dazu kommt noch eine ganze Reihe kleinerer. Alle diese Follikel hängen an sehr langen Stielen. Ihre Oberfläche erscheint nicht leuchtend gelb, glatt und glänzend, von zahlreichen Blutgefäßen überzogen, wie dies sonst bei den großen Follikeln der Fall ist,

sondern sie erscheint hier schmutzig gelb, pergamentartig dick und gerunzelt. Die Blutgefäße sind kaum zu erkennen. Die histologische Untersuchung ergibt, daß sich alle diese Follikel, wie ja auch schon die Beobachtung mit bloßem Auge deutlich zeigt, in Rückbildung befinden. Bei einigen von ihnen sind die Veränderungen schon so weit vorgeschritten, daß der ganze Follikel äußerlich wie ein Kelch aussieht.

Bei dieser Gans wurde also infolge der Mast die Ablage ganz plötzlich unterbrochen, die reifen oder fast reifen Eierstockseier wurden in ihrer Entwicklung gehemmt und nicht mehr abgelegt, sondern sie bildeten sich zurück. Diese Rückbildung ging aber äußerst langsam vor sich,

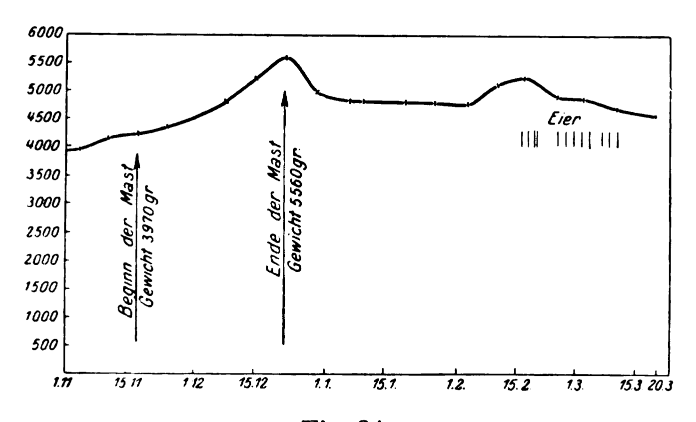


Fig. 34.

Gewichtskurve einer weiblichen Gans, die in der Zeit der Geschlechtsruhe gemästet worden war, dann wurde mit der Mast ausgesetzt.

wie nicht nur das Verhalten des Eierstocks, sondern vor allem auch das des Legdarmes deutlich zeigt.

Des weiteren habe ich auch versucht, weibliche Gänse, die in der Vorbrunst gemästet worden waren, im gleichen Jahre noch zur Fortpflanzung zu bringen. Ich habe die Versuche in verschiedener Weise angeordnet; ich muß sie einzeln beschreiben, da die Ergebnisse nicht ganz gleich sind.

Zunächst behandelte ich im Jahre 1922 vier weibliche Gänse, Geschwister einer leichten Rasse, aus der Maibrut dieses Jahres. Die Tiere sind im September ausgewachsen, nehmen aber bis Ende Oktober noch an Gewicht zu. Fig. 34 zeigt das Verhalten des Gewichtes bei einem der Tiere. Es wog am 1. XI. 22 3700 g und nahm in der Folgezeit noch etwas zu, am 18. XI. wog es 3970 g und an diesem Tage wurde mit dem Stopfen begonnen. Ebenso wie die anderen im gleichen Versuche be-

findlichen nahm das Tier gut zu. Schon nach 5 Wochen war das Gewicht auf 5550 g gestiegen. Dann wurde die Mast beendet, die Gans nimmt in den ersten Tagen danach wieder sehr rasch an Gewicht ab, sie nimmt zuerst überhaupt keine Nahrung zu sich, paßt sich dann aber rasch und gut an. Dann bleibt das Gewicht einen Monat lang ganz gleich, die Gans wird brünstig und nimmt gleichzeitig wieder zu, am 12. II. beginnt sie mit dem Nestbau, am 16. II. legt sie das erste Ei und nimmt von da ab etwas an Gewicht ab. Von Anfang März an hält sie sich sehr ruhig. Am 7. III. beginnt sie ganz fest zu brüten, und von diesem Tage ab geht das Gewicht wieder sehr stark zurück. Am 11. III. legt sie das

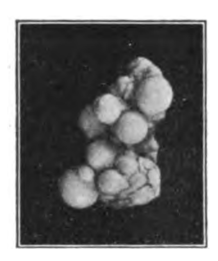


Fig. 35.
Eierstock einer Gans, die vom 18. 11. 1922 bis zum 20. 12. 1922 gemästet wurde, dann wurde mit der Mast ausgesetzt; das Tier wurde am 20. 3. 1923 getötet. ⁴/₅ der nat. Größe.



Fig. 36.
Eierstock einer Gans, die vom 15. 12. 1923 ab gemästet worden war, am 15. 2. 1924 wurde sie getötet. ⁴/₅ der nat. Größe; man vergleiche damit Textfig. 29.

letzte Ei, sie wird am 20. III. getötet. Von den zwölf Eiern waren nur vier befruchtet.

Abgesehen also davon, daß von den Eiern dieser Gans nur 33% befruchtet waren, was um so mehr ins Gewicht fällt, als das Tier im ganzen nur sehr wenig Eier legte, war durch die Mast in der Vorbrunst die Fortpflanzungsfähigkeit nicht beeinträchtigt worden. Von den übrigen ebenso behandelten Gänsen legte die eine nur sechs Eier, eine nur zwei Eier, dann wurde sie krank, fraß nicht mehr, und ging rasch zugrunde. Bei der Sektion fand sich im Eileiter ein Ei mit vollentwickelter Kalkschale, an der Grenze zwischen Tube und Uterus, ein weiteres solches in den kranialsten Teilen der Tube und ein drittes, ebenfalls vollkommen mit Kalkschale versehenes Ei frei in der Bauchhöhle. Demnach war das Tier am Legzwang zugrundegegangen; ob diese Erkrankung auf die vorhergehende Mast zurückzuführen ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Es erscheint mir aber nicht unwesentlich, daß die vierte der zu diesem Versuch gehörenden Gänse überhaupt nicht brünstig wurde. Ihr Körpergewicht blieb nach dem ersten starken Abfall auf rund 5000 g stehen,

das Tier fühlte sich wohl, zeigte aber nicht die geringsten Brunsterscheinungen. Am 20. III. 23, also in der Zeit in der jede Gans fortpflanzungsfähig ist, wurde es getötet. Der Eierstock war ganz klein, 29 mm lang, 16 mm breit, die Oberfläche gefurcht, nur ganz wenig größere Follikel sind zu erkennen, der Legedarm 9 cm lang und 3 bzw. 2 mm dick, kurz und gut, die Gans zeigte das nämliche Verhalten wie ein Tier in der Zeit der Geschlechtsruhe. Zweifellos muß dies als Einfluß der Mast gebucht werden (Fig. 35).

Von den vier Gänsen war demnach nur eine voll fortpflanzungsfähig geworden. Auch sie hatte nur wenige und zwar schlecht befruchtete Eier abgelegt, obwohl sie von einem gut befruchtenden Gänsert getreten worden war. Die beiden anderen Gänse hatten sehr wenig Eier abgelegt, die vierte war ganz unfruchtbar geblieben. Selbst wenn wir das Tier, das am Legzwang zugrunde ging, wegen seiner Erkrankung ausschalten, so können wir aus den Ergebnissen dieser Versuche doch ohne weiteres feststellen, daß auch bei den weiblichen Tieren durch die Mast in der Vorbrunst die Fruchtbarkeit sehr wesentlich beeinträchtigt wird.

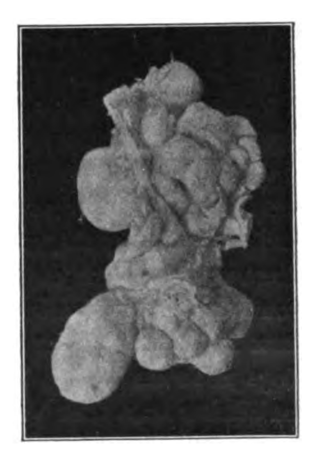


Fig. 37.
Eierstock einer Gans, die vom 15. 12. 1923 bis zum 15. 2. 1924 gemästet und am 30. 3. 1924 getötet wurde. 4/5 der nat. Größe.

Noch deutlicher ließ sich dies in anderen Versuchsreihen zeigen. Ich kann mich aber auch hier kurz fassen. Drei weibliche Gänse, die ich im Jahre 1923 erhielt, wurden vom 15. XII. 23 ab gemästet. Bei ihnen wurde also mit der Mast zu einer Zeit begonnen, in der der Eierstock schon gut entwickelt war, also reichlich gestielte Follikel von 10 mm Durchmesser enthielt. Die Tiere nahmen gut zu, bis zum 15. II. durchschnittlich 2000 g, an diesem Tage wurde die Mast ausgesetzt und ein Tier getötet. Das Bild des Eierstockes zeigt Fig. 36; er ist klein geblieben, etwa so groß wie er bei einer Gans am Ende des Monats November ist. Die beiden anderen Gänse blieben am Leben, sie zeigten das gewöhnliche Verhalten, d. h. sie nahmen stark an Gewicht ab. Die eine davon zeigte gegen Mitte März leichte Brunsterscheinungen, da sie aber nicht legte, wurde sie am 30. März getötet. Der Eierstock war klein. Er enthielt eine ganze Reihe gestielter Follikel, der größte davon hatte 32 mm im Durchmesser, der nächstgrößere nur 16 mm, die anderen hielten alle unter 10 mm (Fig. 37). Äußerlich zeigte der große Follikel kein

Zeichen der Rückbildung, wohl aber der zweitgrößte und ein Teil der kleineren. Der Legdarm war gut ausgebildet, 58 cm lang, 108 g schwer. Es ist möglich, daß das große Eierstocksei noch abgelegt worden wäre. dann hätte die Gans nur ein einziges Ei gelegt, denn die übrigen Follikel waren so zurückgebildet, daß sie wohl niemals hätten abgelegt werden können. Bei der letzten der drei Gänse, die am gleichen Tage getötet wurde, war der Eierstock sehr klein und enthielt nur zwei gestielte Follikel von je 10 und 6 mm Durchmesser. Sonst waren nur kleine Eierstockseier vorhanden. Der Legedarm war nur 20 cm lang und kaum 9 mm dick. In diesem Versuch war also die Schädigung der Eierstöcke eine viel tiefgreifendere als in dem vorhergehenden, keines der Tiere hatte wirklich gelegt, im besten Fall wäre eines der Tiere imstande gewesen, ein Ei abzulegen.

Die dritte Gruppe dieser Versuche umfaßt Gänse, bei denen mit der Mast erst begonnen wurde, nachdem sich deutliche Brunstzeichen eingestellt hatten, oder nachdem die Tiere schon mit dem Legen begonnen hatten. Hier waren die Eierstöcke also schon sehr weit entwickelt und enthielten große, mit gelbem Dotter beladene Follikel. Alle diese Tiere wurden durch die Mast stets vollkommen unfruchtbar und keines von ihnen hat im gleichen Jahre wieder ein Ei gelegt. Die Eiablage hörte stets mit dem Tag der Mast auf, in einzelnen Fällen wurde am ersten Tage noch ein letztes Ei gelegt, das schon bei Beginn des Versuches im Eileiter war. Dar Verhalten des Eierstockes bei einem solchen Tiere habe ich ja oben schon geschildert (S. 532).

Aus allen diesen Versuchen geht also unzweideutig hervor, daß die Mast um so schädlicher auf die Eierstockstätigkeit der Gans einwirkt, je später im Jahre man mit ihr beginnt. In der Zeit der Geschlechtsruhe schadet sie weit weniger, als wenn sie in einer Zeit begonnen wird, in der die Eierstöcke schon mehr oder weniger entwickelt sind; am schädlichsten wirkt sie, wenn die Eierstöcke schon große, gelbe Follikel enthalten. Hier erkennen wir eine Erscheinung, die ich schon früher anläßlich meiner Versuche an Haushühnern (1918) und Molchen (1921) festgestellt habe. Ein Eierstocksei wird durch einen äußeren, den Gesamtkörper treffenden, schädlichen Einfluß, in diesem Falle also durch die Mast, um so leichter und um so tiefgreifender in seiner Tätigkeit beeinträchtigt, geschädigt, je weiter es in der Entwicklung fortgeschritten ist.

Bei allen diesen Versuchen zeigte die mikroskopische Untersuchung deutlich, daß die Primäreier niemals irgendwie krankhaft verändert waren, ganz gleichgültig zu welcher Zeit die Mast vorgenommen wurde.

Die einzelnen Eierstockseier waren aber um so schwerer geschädigt, sie zeigten um so sinnfälligere Rückbildungen, je weiter sie in der Entwicklung vorgeschritten waren. Am schwersten und sinnfälligsten werden diejenigen unter ihnen geschädigt, in denen sich schon gelber Dotter ansammelt, die sich also im Zustande des letzten, raschen Wachstums befinden. Als Folge der Schädigung geht im Eierstocksei zuerst das Keimbläschen zugrunde, dann wuchern die Follikelepithelzellen, der Dotter wird aufgebraucht und so bildet sich das ganze, oft sehr große Ei zurück. Diesen Vorgang habe ich schon in meinen Hühnerversuchen deutlich zeigen können. Dort habe ich auch auf die Tatsache hingewiesen, daß in einem Eierstock im allgemeinen keine neuen Eier mehr heranreifen, solange sich in ihm mehrere größere Follikel in Rückbildung befinden. Des weiteren habe ich auch gezeigt, daß die großen Follikel sich um so rascher zurückbilden, je schlechter das betreffende Tier ernährt wird. Läßt man ein Huhn, in dessen Eierstöcken sich infolge einer äußeren Schädigung alle großen, mit gelbem Dotter beladenen Eizellen zurückbilden, hungern, so beginnt es sehr bald wieder mit dem Legen. Die großen Follikel werden dann eben sehr rasch für den übrigen Körper verbraucht. Mästet man aber ein solches Tier, so wird der Inhalt der großen, zugrunde gehenden Follikel nur sehr langsam oder gar nicht aufgebraucht, das betreffende Huhn setzt dann sehr lange Zeit mit dem Legen aus, und wird unter Umständen dauernd unfruchtbar.

Diese an Hühnern und in der gleichen Weise auch an Molchen gemachten Erfahrungen können nun hier sehr gut zur Erklärung der Versuchsergebnisse herangezogen werden. Wird eine Gans in der Vorbrunst gemästet, wenn im Eierstock nur wenige, oder gar keine größeren wachsenden Eier vorhanden sind, so wird zwar durch die Fütterung das weitere Follikelwachstum behindert, die vorhandenen Eierstockseier aber nicht tiefer geschädigt. Wenn dann die Mast aussetzt, kann sich der Eierstock, sobald das überflüssige Fett aus dem Körper entfernt ist, ungehindert entwickeln.

Wird eine Gans aber gemästet, wenn sich in ihrem Eierstock schon zahlreiche größere, wachsende Follikel befinden, so wird das Wachstum aller dieser Follikel gehemmt, alle, oder doch die Mehrzahl von ihnen bilden sich zurück und müssen aufgebraucht werden. Erst dann können neue Ureier heranreifen. Schon hier wird die Rückbildung der geschädigten Eierstockseier stark durch die Fettansammlung im Körper behindert. Der ganze Organismus ist ja mit Nahrung überladen und braucht deshalb die sich rückbildenden, freiwerdenden Stoffe aus dem Eierstock nur sehr schlecht auf.

Vollkommen vernichtet ist die Fortpflanzungsmöglichkeit für das betreffende Jahr aber, wenn die Mast erst in dem Zeitpunkt beginnt, in dem schon viele große, mit gelbem Dotter beladene Follikel im Eierstock vorhanden sind. Sie alle verfallen der Rückbildung und müssen aufgebraucht werden. Erst dann können neue Follikel heranwachsen. Allein der durch die Mast mit Fett überladene Körper ist nicht imstande, so große Mengen von Stoffen aufzubrauchen, wie sie in einem Eierstock vorhanden sind, der in der Entwicklung weiter fortgeschritten ist. Der Körper muß sich zunächst selbst des überschüssigen Fettes entledigen. Dies geschieht in der ersten Zeit, nachdem mit der Mast aufgehört wird, nur in mangelhafter Weise. Sobald sich der Magen wieder an die neue Ernährung angepaßt hat, frißt die Gans weiter und dann hat der Körper wieder selbst dauernd Nahrungsmittel im Überfluß zur Verfügung, er braucht nicht einmal das angehäufte Fett ganz auf. Aus diesem Grunde werden die atretischen Eierstockseier nicht, oder nur sehr langsam aufgebraucht und es können sich keine neuen Eier mehr entwickeln, die Tiere sind unfruchtbar. Aus dem gleichen Grunde bildet sich auch der Legdarm nicht zurück. Dessen Rückbildung erfolgt für gewöhnlich während des Brütens, sie mag sehr befördert werden durch die geringe Nahrungsaufnahme, die in dieser Zeit statt hat. Wir sehen dabei auch wieder eine Erscheinung, die sich vielfach im Tierreich beobachten läßt, daß nämlich der Hunger eine fördernde Rolle im Haushalt eines Lebewesens spielt.

Das Verhalten der Eierstockseier läßt also die vorgefundenen Erscheinungen vollkommen erklären. Es zeigt auch weitgehende Übereinstimmung mit den bei männlichen Tieren vorgefundenen Verhältnissen. Auch im Hoden werden ja durch irgend einen schädlichen Einfluß diejenigen Zellen am stärksten verändert, die in der Entwicklung am weitesten fortgeschritten sind[1]. Um bei den hier beschriebenen Versuchen zu bleiben, so werden durch die Mast zunächst die reifenden Samenfäden

---

[1] Die Tatsache, daß die Samenbildungszellen umso leichter geschädigt werden, je weiter sie in der Entwicklung fortgeschritten sind, geht auch deutlich aus den Beobachtungen hervor, die Branca (1924) mitteilt. Er untersuchte eine große Anzahl menschlicher Hoden aller Altersstufen und fand in ihnen stets im Inneren der Kanälchen auch außergewöhnliche Zellformen, die deutliche Zeichen der Rückbildungen an sich trugen oder mißbildet waren. Sie sind selten unter den Spermatogonien, häufiger unter den Spermatozyten 1. und 2. Ordnung, ungemein häufig unter den Spermien. Wahrscheinlich sind diese krankhaften Bildungen auf die Schädigungen zurückzuführen, die den menschlichen Körper und durch ihn die Keimdrüsen dauernd treffen.

und die Spermatiden geschädigt, dann erst die Spermatozyten und Spermatogonien. Die ruhenden Ursamenzellen dagegen bleiben dauernd erhalten, von ihnen aus erfolgt ja auch stets der Ersatz neuer Zellen. Die Hoden unterscheiden sich von den Eierstöcken dadurch, daß sie erstens zu ihrer Entwicklung weit mehr Stoffe aus dem Gesamtkörper benötigen und zweitens, daß bei Eintreten der Schädigung die zugrundegehenden Zellen einfach abgestoßen werden, zum großen Teil werden sie in der Drüse selbst resorbiert; dies zeigt die rasche Rückbildung, welche sie erfahren, wenn der Samenabfluß unterbunden wird. Möglicherweise wird auch ein Teil der ausgestoßenen Zellen aus dem Hoden entfernt und ganz ausgestoßen oder im Nebenhoden resorbiert. Jedenfalls gelangt ein Teil der abgestoßenen Zellen bis in den Nebenhoden, denn nach stattgehabter Schädigung kann man in ihm stets zugrunde gehende, unreif abgestoßene Samenbildungszellen beobachten. Niemals müssen aber beim männlichen Tier im Körper so große Stoffmengen aufgebraucht werden, wie beim weiblichen Tier, wenn sich einer oder gar mehrere große Follikel zurückbilden. So sind also diese an weiblichen Tieren ermittelten Ergebnisse eine angenehme Bestätigung und Ergänzung der von mir an den männlichen Tieren festgestellten Erscheinungen.

3. Das Verhalten der Haushähne.

a) Die gewöhnlichen Veränderungen der Hoden im Verlaufe eines Jahres.

Schon in der Einleitung zu dieser Arbeit habe ich darauf hingewiesen, daß meine Untersuchungen ursprünglich von den Beobachtungen ausgehen, die ich an Haushennen ausführte. Nunmehr, da ich nach 12 Jahren einen gewissen Abschluß versuche — daß er kein endgültiger sein wird, ist mir dabei vollkommen klar —, beschäftige ich ich mich wieder mit den zuerst von mir ausgewählten Versuchstieren, allerdings jetzt nicht mehr wie früher mit weiblichen, sondern mit männlichen Hühnern. Zum Teil habe ich schon im Jahre 1913 und 1914 Beobachtungen an Haushähnen ausgeführt und dabei festgestellt, daß sie sich hinsichtlich ihrer Geschlechtstätigkeit etwas anders verhalten als die Hennen. Während nämlich bei diesen durch den Aufenthalt in engen Käfigen die Eiablage, also die Tätigkeit der Eierstöcke jäh unterbrochen wird, verändern sich die Hoden und das ganze Verhalten der Hähne unter den gleichen Bedingungen so gut wie gar nicht. Selbst nach längerem Aufenthalt im Käfig, vorausgesetzt, daß der Hahn vorher ausgewachsen und geschlechtsreif war, sehen wir keine Veränderungen am

Kamm auftreten, die Tiere fressen gut, sind allerdings meist ziemlich unruhig, sobald sie aber aus dem Käfig gelassen werden und zu Hennen kommen, treten sie diese in heftiger Weise. An den Keimdrüsen habe ich niemals schwere Veränderungen feststellen können, außer denjenigen, die immer zu beobachten sind, wenn ein Hahn keine Gelegenheit hat, seinen Geschlechtstrieb zu befriedigen. Sie sollen weiter unten noch ausführlich geschildert werden. Ich betone aber schon jetzt, daß sie in keinem Falle als krankhaft zu bezeichnen sind, sondern eben nur als Ausdruck verminderter Zelltätigkeit.

Gerade dieser Unterschied im Verhalten der beiden Geschlechter zeigt ja sehr deutlich den Gegensatz, der in der Tätigkeit der beiderlei Keimdrüsenarten besteht und ich habe im Verlaufe der Jahre immer wieder Gelegenheit gehabt, das Verhalten der Hähne in Versuchen zu prüfen. Den letzten Anstoß dazu gaben mir die Angriffe, die Ceni (1922) gegen mich richtete. Er hat eine ganze Reihe von schönen Versuchen ausgeführt, deren Ergebnis sehr gut zu dem passen, was ich beobachtet habe. Die Gegensätze zwischen ihm und mir bestehen lediglich in der Deutung der Befunde. Ich werde auch auf sie noch zurückkommen.

Bevor es möglich ist, die Ergebnisse irgendwelcher Versuche über das Verhalten der Keimdrüsen der Hähne zu besprechen und einwandfrei zu deuten, mußte ich auch hier wieder einen Überblick bekommen über die Art und Weise, in der sich das Geschlechtsleben der Hähne gewöhnlich abspielt. Die Verhältnisse liegen bei ihnen zum Teil etwas verwickelt.

Bekanntlich unterscheidet man ganz allgemein dauernd brünstige Arten und vorübergehend brünstige Arten. Zu den letzten gehören, das kann wohl mit Sicherheit gesagt werden, die meisten, wenn nicht alle freilebenden Tiere. Sie pflanzen sich nur in einer bestimmten Zeit des Jahres, in der Brunstzeit, fort, nur dann sind bei ihnen die Keimdrüsen vollentwickelt und stoßen reife Geschlechtszellen aus. Die Brunstzeit kann sich über einen längeren oder kürzeren Teil des Jahres erstrecken, bei manchen Arten, wie beim Feldhasen und bei der Feldmaus über 6—7 Monate, bei anderen, so z. B. beim Rehwild, nur über wenige Tage oder Wochen. Im allgemeinen liegt die Paarungszeit bei den freilebenden Arten so, daß die Nachkommen in einer Zeit gesetzt werden, die für ihre Aufzucht besonders günstig ist. Ich erinnere hier nur daran, daß sich in unseren Breiten die meisten Vögel im Frühjahr paaren, die wenigen Arten, wie z. B. der Kreuzschnabel und auch der Tannenhäher, die im Winter brüten, weil sich in dieser Zeit die beste und reichlichste Nahrung findet, bilden eine Ausnahme. Neben der Ernährung

spielen allerdings auch die Witterungsverhältnisse eine gewisse Rolle. So haben sich im Verlaufe der Zeiten die einzelnen Arten an einen gewissen Rhythmus im Ablauf des Geschlechtslebens angepaßt, dieser wird jetzt vererbt und auch noch dann eingehalten, wenn die äußeren Verhältnisse sich verändern. Dies läßt sich an unseren in der Gefangenschaft gehaltenen Stubenvögeln sehr gut zeigen. Allerdings ist es möglich, ich habe dies in meinen Molchversuchen gezeigt, durch die Einflüsse des Gefangenlebens gerade die Fortpflanzung, und besonders den Eintritt und die Dauer der Brunst in weitgehender Weise zu beeinflussen.

Dauernd brünstig ist im Gegensatz dazu vor allem der Mensch, wenigstens der sogenannte Kulturmensch. Bei den Eskimos sollen ja die Frauen während der Polarnacht nicht menstruieren, bei den Buschmännern ebenso während der Trockenzeit. Dies sind zweifellos noch Anklänge an einen früheren periodischen Ablauf der Brunst. Der Kulturmensch aber ist durch die verschiedensten Einrichtungen und Erfindungen in weitestem Maße gegen Schwankungen in der Witterung und Ernährung geschützt und dementsprechend ist bei ihm von der ursprünglich vorhandenen Brunst nichts mehr zu erkennen. In der gleichen Weise sind auch eine ganze Reihe von Haustieren angepaßt, in der Art, daß sie das ganze Jahr hindurch brünstig sind. Ich erwähne nur das Rind, das Schwein, den Haushund, die Hauskatze und vor allem das Stallkaninchen, schließlich noch die Hausmaus. Durch die Pflege, die diesen Arten der Mensch bewußt, oder wie bei der Hausmaus mehr unbewußt, angedeihen läßt, sind alle diese Arten vor Schwankungen in der Ernährung und zum größten Teil auch vor Unbilden der Witterung geschützt, die Jungen haben im ganzen Jahre gute Aussichten, ohne Mühe aufgezogen zu werden. Bei anderen Haustierarten sind noch deutliche Anklänge an den früheren periodischen Ablauf der Brunst vorhanden, teilweise auch noch bei einigen der schon aufgeführten. Sie zeigen sich meist im Verhalten der weiblichen Tiere, die zu einer bestimmten Jahreszeit hauptsächlich oder ausschließlich heiß werden, während die männlichen Tiere das ganze Jahr hindurch fortpflanzungsfähig sind. Hierher gehört teilweise das Pferd, in mancher Hinsicht auch die Hauskatze. An ihren Eierstöcken können wir noch deutliche Jahreszeitenschwankungen erkennen, an den Hoden aber, wenigstens soweit meine Erfahrungen reichen, nicht.

Bei der dritten Art von Haustieren endlich ist der kreisförmige Ablauf der Brunst noch vollkommen erhalten, so besonders bei der Gans, beim Truthahn, beim Perlhuhn und beim Pfau. Ganz abgesehen davon, daß diese Tiere vielfach im halbwilden Zustande gehalten werden,

also vielmehr von den Witterungseinflüssen abhängig sind, nehmen die Vögel hier überhaupt eine Sonderstellung ein und zwar deshalb, weil sie einmal (manche Arten auch zweimal) im Jahre eine Zeit durchmachen, in der ihr ganzer Stoffwechsel umgestellt wird, das ist der Federwechsel. Während der Mauser, die zumeist im Sommer oder Herbst nach der Brut stattfindet, fallen innerhalb kurzer Zeit alle Federn aus und werden durch neue ersetzt. Es ist klar, daß durch diesen Vorgang der ganze Körper sehr stark in Anspruch genommen wird, er verändert sich, der Vogel nimmt gewöhnlich auch an Gewicht ab, und wie Lubosch (1910) gezeigt hat, wird beim Huhn in der Mauser das Fett aufgebraucht und dann wieder ersetzt. »Kopf, Rektum und Omentum z. B. sind bei dem Huhn in der Mauser, was die Zellen des Fettgewebes anbelangt, außerordentlich reduziert«. Die einzelnen Fettzellen verkleinern sich dabei bis auf die Hälfte ihrer früheren Größe. Diese Beobachtung zeigt ohne weiteres, wie stark der ganze Körper durch die Mauser in Anspruch genommen wird und es kann deshalb als eine dauerfähige (Roux) Eigenschaft der Vögel bezeichnet werden, daß die Mauser in einer Zeit stattfindet, in der die Geschlechtstätigkeit ruht, in der also die Keimdrüsen keine Anforderungen an den Körper stellen.

Durch die Gefangenschaft bzw. durch die Haustierwerdung (Domestikation) wird nun auch das Geschlechtsleben der einzelnen Vogelarten sehr erheblich beeinträchtigt. Bei der Gans, wie schon erwähnt, in der Weise, daß einige Rassen schon im Dezember zu legen beginnen und dann oft in einem Jahre zweimal brüten. Während der Mauser im Sommer oder Herbst setzt aber bei der Gans die Fortpflanzung stets aus, die Hoden bilden sich ebenso zurück wie die Eierstöcke. Dadurch bleibt der ursprünglich bei der Wildgans vorhandene kreisförmige Ablauf der Fortpflanzungstätigkeit doch im großen und ganzen noch gewahrt.

Weit mehr ist dieser Ablauf bei Haushühnern verwischt, wenigstens bei einzelnen Rassen. Die meisten Haushühner, eigentlich alle, die wirklich Nutzwert haben, beginnen schon sehr früh im Winter, im November oder Dezember zu legen. Nach einiger Zeit zeigen die Hennen dann Brütlust und hören, wenn diese nicht künstlich unterdrückt wird, was häufig aber nicht immer gelingt, mit dem Legen auf, sie brüten dann. Eine Henne kann in einem Jahre zweimal, in ganz seltenen Fällen auch dreimal zur Brut verwendet werden. Nach der zweiten, allerhöchstens der dritten Brut, beginnt sie nicht mehr zu legen. Der Eierstock, der wie immer während des Brütens sehr klein geworden ist, bildet sich dann ganz auf einen, den jugendlichen Verhältnissen sehr ähnlichen Zustand zurück. Solche Rassen nun, die gut und fleißig brüten, sind für den kleinen Land-

mann sehr wertvoll, sie liefern ihm gute Zuchttiere, aber allerdings zu wenig Eier. Der Großzüchter dagegen brütet die Eier in Maschinen aus und versorgt die Jungen durch die »künstliche Glucke«, in neuester Zeit sogar durch Kapaunen (COLIGNON 1924). Er ist bestrebt, solche Hühner zu züchten, die, wenn möglich, das ganze Jahr hindurch Eier legen, bei denen der natürliche Brutinstinkt ausbleibt. Im ganzen kann ein Huhn ja 700—900 Eier während seines Lebens ablegen. Diejenige Rasse ist nun für den Großzüchter am erwünschtesten, die diese Zahl möglichst rasch hintereinander ablegt. So züchtet man jetzt Hühner, die in einem Jahre 200—300 Eier legen, diese Rassen können aber nicht zur Brut verwendet werden, auch sind die Hennen nach drei Jahren erledigt. Unter dem Einfluß der züchtenden Auswahl durch den Menschen ist hier also eine Rasse entstanden, die nur als Haustier leben kann; im Freien wäre sie ja ohne weiteres dem Untergang verfallen, denn dort nützt es zur Erhaltung der Art nichts, wenn ein Huhn im Jahre 300 Eier legt, aber keines davon ausbrütet.

Solche ganz hochgezüchteten Hühner, wie ich sie im Jahre 1913 und 1914 aus der Landesgeflügelzuchtanstalt in Erding bei München bezog, legen vom Oktober bis zum August ununterbrochen jeden oder jeden zweiten Tag ein Ei und setzen nur während der Mauser aus, nur da bildet sich der Eierstock zurück, er entwickelt sich aber sofort wieder, wenn der Federwechsel beendet ist. Selbstverständlich läßt sich eine solche Fruchtbarkeit nur bei entsprechender Pflege und guter Fütterung erreichen. Durch die Zufuhr von reichlichem Kraftfutter müssen bei diesen Arten die Keimdrüsen in ständiger Tätigkeit gehalten werden und es muß vor allem auch erreicht werden, daß die Tiere während der Mauser nicht herunterkommen. Immerhin bleiben die Hennen aber doch noch periodisch brünstig, meines Wissens ist es noch nicht gelungen, Hennen zu züchten, die auch während der Mauser regelmäßig legen[1].

Die Hähne verhalten sich zum Teil anders und wir müssen — ich betone dies hier besonders mit Rücksicht auf die Ergebnisse der CENIschen Versuche — bei ihnen streng nach einzelnen Rassen unterscheiden, manchmal sogar nach dem Verhalten der einzelnen Tiere. Es ist zwar bekannt, daß die Hähne während der Mauser wenig oder gar nicht treten. Dabei ist aber zu erwähnen, daß sich unter dem Einfluß der Haustierpflege beim Haushahn sogar der Ablauf der Mauser verschoben hat.

[1] Herr Professor RÖMER teilt mir in liebenswürdigster Weise mit, daß er in Amerika Hühner gesehen habe, die 340—350 Eier im Jahre legen. Sie sind also unter dem Einfluß der Haustierpflege dauernd brünstig geworden.

Der Federwechsel findet bei ihm vielfach nicht rasch, innerhalb kurzer Zeit statt, sondern, besonders bei jungen Tieren, allmählich, er erstreckt sich über lange Zeit. Dies wußte schon der alte BREHM. So befindet sich z. B. im Besitz des Herrn Pastor KLEINSCHMIDT in Dederstedt ein Hahnenbalg aus der BREHMschen Sammlung. Auf der Marke steht: »Zum Beweis für die dauernde Mauser der Hähne«.

Die jungen Hähne mausern sich also nicht in einer bestimmten Zeit, sondern bei ihnen erstreckt sich der Federwechsel über mehrere Monate, sein Beginn hängt von der Zeit ab, in der das Tier geschlüpft ist. Bei den alten mehrjährigen Hähnen dagegen findet die Mauser je nach der Witterung im August oder September statt, kann sich aber auch bei ihnen über mehrere Monate erstrecken. Jedenfalls mausert der Haushahn sich nur einmal im Jahre, während das Bankivahuhn, der Stammvater unseres Haushuhnes, zweimal im Jahre mausert. Die Unterschiede können wohl nur als Folge der Domestikation erklärt werden.

Nun das Verhalten der Hoden. Bekanntlich gehört der Haushahn zu denjenigen Arten, bei denen sich, ähnlich wie bei der Hausmaus, die Keimdrüsen schon entwickeln während das Tier noch wächst. Die Zeit des präpuberalen Wachstums, wie wir sie z. B. bei der Gans beobachten, die erst geschlechtsreif wird, wenn der Körper seine endgültige Größe erreicht hat, gibt es beim Huhn nicht. Junge Hähne, im Alter von 2—2$^1/_2$ Monaten, fangen an geschlechtsreif zu werden, die ersten reifen Samenfäden finden sich bei 3—4 Monate alten Hähnen. Doch müssen wir auch hier nach einzelnen Rassen unterscheiden. Bei den lachsfarbigen Faverols z. B. entwickeln sich die Hoden erst sehr spät, bei ihnen ist es ja auch erst sehr spät, lang nachdem das Körperwachstum schon recht weit fortgeschritten ist, möglich, das Geschlecht zu unterscheiden, weil sich erst im Winter oder im Frühjahr das bezeichnende Hahnengefieder ausbildet und sich auch erst dann Kamm und Kinnlappen entwickeln.

Für mich war es zunächst wichtig festzustellen, ob der Haushahn noch in der gleichen Weise wie die Henne periodisch brünstig ist, oder ob sich bei ihm unter dem Einfluß der menschlichen Pflege das ursprüngliche Verhalten vollkommen verwischt hat. Das eine ist jedenfalls sicher, daß die Haushähne aller Rassen während sehr langer Zeit des Jahres fortpflanzungsfähig sind, wie man an ihrem Verhalten jederzeit beobachten kann. Ich habe nun mehrere Jahre hindurch alte Hähne während aller Monate des Jahres untersucht und zwar mit folgendem Ergebnis: Vom November bis zum Juli des nächsten Jahres sind bei den Hähnen aller Rassen die Hoden sehr groß und es wird reichlich Samen in ihnen

gebildet. Die Kanälchen halten 280—350 μ im Durchmesser (Fig. 38). Die Eigenhaut ist sehr fein und dünn, sie besteht nur aus wenig leimgebenden Fasern und einigen dazwischengelagerten Zellen, die einzelnen Kanälchen sind ganz dicht aneinander gepreßt, nur da wo drei oder vier von ihnen zusammenstoßen, finden sich etwas größere Räume ausgespart. In ihnen ziehen die zahlreichen Blutgefäße, die von spär-

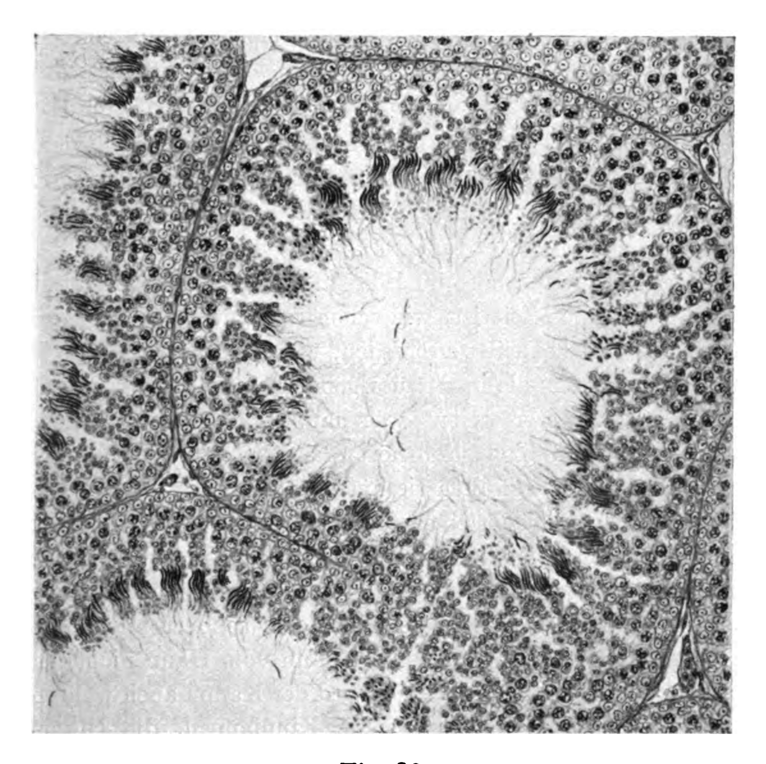


Fig. 38.
Schnitt durch den rechten Hoden eines hochbrünstigen Hahnes, zeigt das gewöhnliche Verhalten. Fixation Sublimat-Eisessig, Celloidin-Paraffin 6 μ, Hämatoxylin-HEIDENHAIN, Lichtgrün. Vergr. 225fach.

lichem Bindegewebe und Zwischenzellen umgeben sind. Das Verhalten des Zwischengewebes werde ich unten noch ausführlich schildern.

Im Inneren der Kanälchen findet sich zunächst der Eigenhaut unmittelbar angelagert eine doppelte bis dreifache Lage unentwickelter Ursamenzellen, dazwischen zahlreiche Spermatogonien, zum Teil in Teilung begriffen, dann folgt eine mächtige Lage von Spermatozyten in allen Zuständen des Wachstums, zahlreiche erste Teilungen, dann Präspermatiden und zweite Teilungen, schließlich Spermatiden und

massenhaft Samenfäden in allen Zuständen der Entwicklung, größtenteils in bezeichnend büschelförmiger Anordnung mit ihrem Kopf nach der Wandung, noch im Zusammenhang mit den übrigen Zellagen, die Schwänze ragen frei in den weiten Hohlraum. Im ganzen folgen 10—15, manchmal noch mehr Zellagen aufeinander. Der Hohlraum ist weit, er hält 100—160 μ und ist zum größten Teil ganz klar, also im Leben wohl von heller Flüssigkeit erfüllt, die sich mittels der gewöhnlichen Untersuchungsarten nicht darstellt. Er enthält fast stets einzelne Samenfäden, wo hingegen der Nebenhoden meistens leer ist. An den massenhaften Teilungen ist zu erkennen, daß sehr viel Samen neu gebildet wird.

Die Größe der Hoden ist nach einzelnen Rassen verschieden. Im allgemeinen sind sie bei einem geschlechtsreifen, vollentwickelten Hahn 4—6 cm lang und 2,5—3 cm dick, der Inhalt beträgt 20—25, manchmal noch mehr Cubikzentimeter.

Während der Mauser, also im Juli, August, September und teilweise noch im Oktober, die Zeit ist, wie schon erwähnt, nach der herrschen den Hitze und Trockenheit verschieden, verhalten sich nun die Hähne zum Teil etwas anders als in der übrigen Zeit. Wenn sie gesund sind, krähen sie zwar munter weiter, was hauptsächlich daher rührt, daß sie ihre Stimme nicht bloß dann hören lassen, wenn sie geschlechtlich erregt sind. Manchmal krähen sie auch während der Mauser weniger, offenbar dann, wenn sie der Federwechsel sehr stark angreift. Ich komme darauf noch zurück. Vielfach treten sie die Hühner wenig oder gar nicht mehr, was aber zum Teil auch darauf zurückzuführen ist, daß sich bei den Hennen nicht nur der Eierstock, sondern auch Legedarm und Kloake zurückbilden, und daß sie dann vom Hahn nicht getreten werden können. Bei einigen Hähnen wird der Kamm auch während der Mauser etwas blasser, desgleichen die Kinnlappen, die Ohrenflecke werden kleiner und gelblich, das Gefieder, durch die Mauser an und für sich schon beeinträchtigt, liegt nicht so glatt an, vor allem wird der Schwanz nicht so stark aufgerichtet getragen, die Hähne erscheinen deshalb länger und schlanker. Im ganzen habe ich nun bisher die Hoden von elf drei- bis vierjährigen Haushähnen während der Mauser untersucht. Bei sechs von ihnen fand ich keine Besonderheiten, die Drüsen waren von gewöhnlicher Größe, die Samenbildung war nicht beeinträchtigt. Bei den übrigen fünf aber waren die Hoden kleiner als sonst, zum Teil sogar sehr klein. Den stärksten Unterschied fand ich bei zwei Hähnen, die ich besonders beschreiben will.

Es handelt sich um lachsfarbige Faverols aus der Maibrut 1921. Beide Hähne waren zunächst ziemlich gleich groß und entwickelten

sich auch gleich gut. Im Herbst und Winter vermauserten sie sich und fingen an zu krähen. Sie wurden auf dem gleichen Hofe gehalten und zeigten im großen und ganzen keine erheblichen Unterschiede. Allerdings krähte der eine Hahn sehr viel mehr als der andere. Er war auch sehr kräftig und sehr lebhaft und gefräßig, er beherrschte entschieden den Hof. Der andere Hahn krähte weniger, war auch nicht ganz so kräftig und vor allem sehr schüchtern. Er spielte von allem Anfang an auf dem Hofe nur die zweite Rolle. Meist fraß er nur, wenn der große Hahn abwesend war. Die beiden Hähne kämpften nur selten miteinander und dabei unterlag stets der zweitbeschriebene, er wog auch etwas weniger, sein Gewicht betrug nämlich am 1. III. 22 1850 g, das des anderen 2035 g. Beide Hähne wurden oft beim Treten der Hennen beobachtet. Im August begannen beide ganz gleichzeitig zu mausern. Am 10. September standen sie mitten im Federwechsel, die Kämme waren bei beiden etwas blasser als sonst, beide krähten aber noch in der gleichen Weise wie früher. Sie wurden getötet, das Gewicht des schwächeren betrug 1730 g, das des stärkeren 2030 g, dieser hatte also während der Mauser gar nicht, der andere nur sehr wenig abgenommen. Beide waren aber recht gut ernährt und zeigten in dieser Hinsicht keine wesentlichen Unterschiede, die Gewichtsdifferenz machte ja kaum 10% aus.

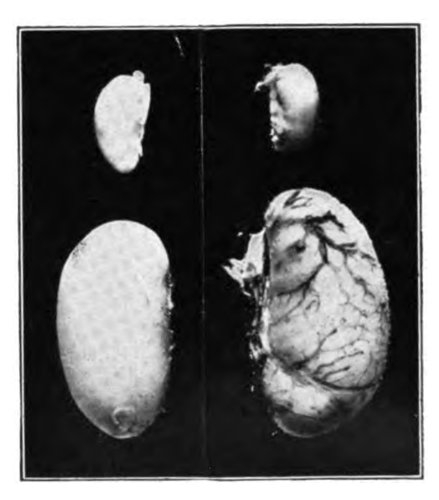


Fig. 39.
Hoden zweier Hähne, die vom gleichen Gelege stammen und im Alter von 1½ Jahren am 10. 9. 1922 während der Mauser getötet wurden. Der linke Hoden ist jeweils in Formalin, der rechte in Sublimat-Eisessig fixiert. Unten die Hoden des ersten, oben die des zweiten Hahnes. $^3/_5$ der natürlichen Größe.

Bei dem stärkeren Hahn zeigten die Hoden äußerlich das gewöhnliche Bild, die Maße sind: rechts 50 : 25,6 mm, links 57 : 30 mm, der Rauminhalt beträgt demnach rechts 17300 cmm, links 26700 cmm (Fig. 39 unten). Im Schnitt unterscheiden sie sich nicht nennenswert von den Hoden eines außerhalb der Mauser getöteten Hahnes und ich beschreibe ihr Verhalten nur deshalb hier ausführlich, weil es bezeichnend für alle diejenigen Haushähne ist, deren Hoden in der Mauser die gewöhnliche Größe zeigten.

Die Kanälchen haben etwa 200 μ im Durchmesser (Fig. 40), sie sind

also dünner als sonst. Die Eigenhaut zeigt das gewöhnliche Verhalten, ebenso das Zwischengewebe, auf das ich noch zurückkomme. Im Inneren findet sich zunächst wieder eine sehr dichte Lage von unentwickelten Zellen, auf diese folgen massenhaft Spermatozyten, dann Präspermatiden und Spermatiden, schließlich sehr viele Samenfäden in allen Zuständen der Entwicklung, darunter besonders viele reife in büschel-

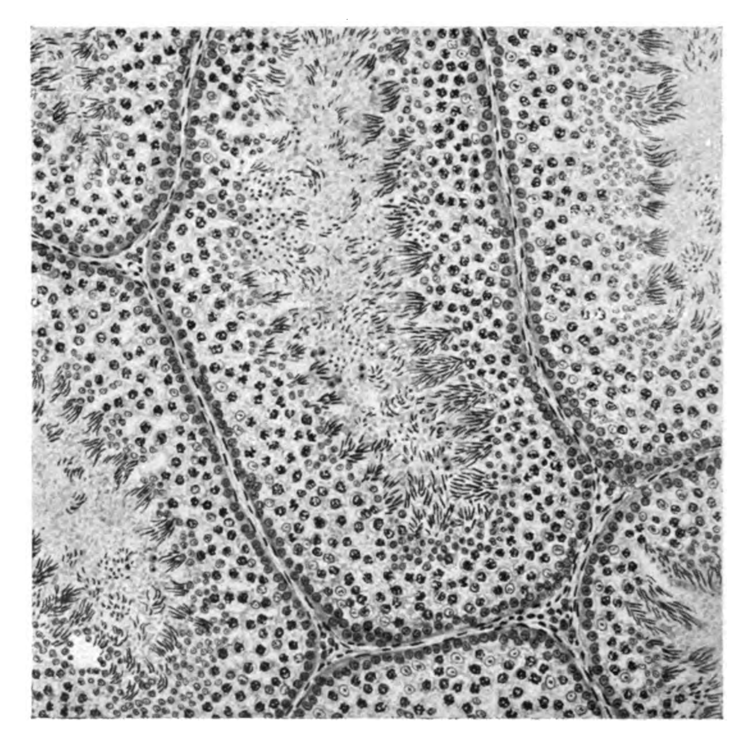


Fig. 40.

Schnitt durch den rechten Hoden eines in der Mauser getöteten Hahnes; der Hoden ist Fig. 39 unten links abgebildet. Fixierung, Vergrößerung usw. wie bei Fig. 38. Man vergleiche damit Fig. 41.

förmiger Anordnung und in der gewöhnlichen Stellung. Im ganzen beträgt die Auskleidung der Kanälchen hier aber nur acht bis zwölf Zelllagen. Dadurch unterscheidet sich der Hoden von dem eines vollbrünstigen Hahnes, vor allem aber dadurch, daß im Innern ein ganz schmaler Hohlraum vorhanden ist, der vollkommen mit abgestoßenen Samenfäden und vereinzelten unreifen Spermatiden, die zugrunde gehen, ausgefüllt ist, zwischen ihnen findet sich noch die feinkrümelige Masse, die sich mit Plasmafarben deutlich färbt, in der auch vereinzelte Fetttropfen liegen.

Kurz zusammengefaßt: Der Hoden ist nicht wesentlich kleiner als sonst, die Samenbildung ist weniger lebhaft, wie die geringe Schichtenzahl der die Wand bekleidenden Zellenlagen beweist, aber es sind weit mehr Samenfäden vorhanden als sonst. Eine etwas geringere Größe gegenüber dem Hoden bei der gleichen Rasse außerhalb der Mauserzeit mag bedingt sein, soweit sie nicht einfach eine Eigentümlichkeit des betreffenden Hahnes ist, erstens durch die geringe Lage der Zellen und zweitens durch die damit im Zusammenhang stehende geringe Dicke der Kanälchen, die in der Hauptsache dadurch gekennzeichnet ist, daß beim Mauserhahn der Hohlraum fehlt. Jedenfalls läßt sich das eine sagen, bei diesem, und bei einer ganzen Reihe von anderen Hähnen, wird auch während der Mauser lebhaft Samen gebildet, die vorgefundenen Veränderungen am Hoden lassen sich, wie ich weiter unten zeigen werde, in der Hauptsache damit erklären, daß der Hahn während der Mauser nicht trat. Bei den Lachshühnern setzen die Hennen ziemlich lange mit dem Legen aus, ihre Geschlechtsorgane bilden sich weitgehend zurück und während dieser Zeit kann sie der Hahn wahrscheinlich nicht treten. Dadurch kommt es bei ihm offenbar zu einer Samenstauung im Hoden, die Samenbildung ist nicht so lebhaft, sondern langsamer und auf diesen Umstand allein lassen sich die Veränderungen am Hoden zurückführen. Die festgestellten Erscheinungen bestätigten also zunächst die Annahme, daß der Haushahn im Gegensatz zur Henne dauernd brünstig sein kann.

Der zweite Hahn, ein Bruder des ersten, zeigt ganz anderes Verhalten. Der Unterschied ist schon mit bloßem Auge zu erkennen (Fig. 39). Bei ihm sind die Hoden sehr klein, der rechte mißt 18,5 : 9,3 mm, der linke 20,5 : 10,5 mm, der Inhalt beträgt demnach rechts 840 cmm, links 1180 cmm. Sie sind also ungefähr dreiundzwanzigmal kleiner als die Hoden des Bruders. Nach dieser Tatsache war ohne weiteres zu erwarten, daß auch der histologische Bau ein ganz anderer sei und dies bestätigt sich bei der Untersuchung im Mikroskop (Fig. 41). Es findet sich kurz gesagt das bezeichnende Bild des Ruhehodens, die Kanälchen halten nur 60—70 μ im Durchmesser, die Eigenhaut ist fein und zart, das Zwischengewebe auch hier spärlich, es wird weiter unten noch geschildert. Im Innern sind die Kanälchen von einer zwei bis dreifachen Lage unentwickelter Samenzellen ausgekleidet, zwischen ihnen liegen vereinzelte Spermatogonien, zum Teil in Mitose und ganz wenige Spermatozyten. An vielen Stellen ist überhaupt kein Hohlraum zu erkennen, hier stoßen die langen Plasmaleiber der wandbekleidenden Zellen in der Mitte der Kanälchen zusammen, die Zellgrenzen sind hier sehr undeutlich. An anderen Stellen ist ein schmaler Hohlraum zu erkennen.

Er hält nur wenige μ und ist entweder ganz leer oder er birgt einige abgestoßene Zellen. Nirgends in beiden Hoden ist Samenbildung nachzuweisen, nirgends sind reife Samenfäden, das Organ zeigt vielmehr ganz den ausgesprochensten Ruhezustand, wie wir ihn auch sonst bei periodisch brünstigen Arten in der Zeit der Geschlechtsruhe zu sehen gewohnt

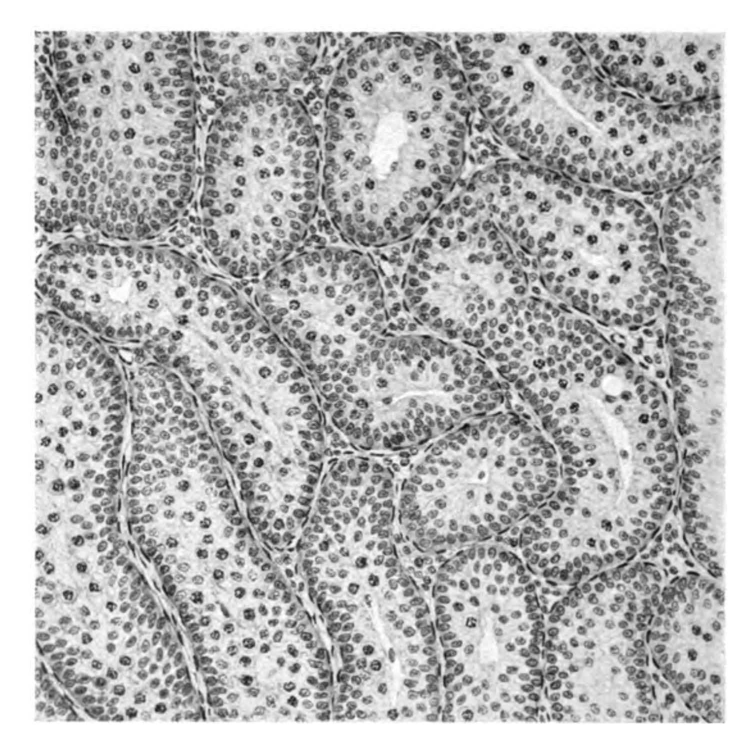


Fig. 41.

Schnitt durch den rechten Hoden eines in der Mauser getöteten Hahnes; der Hoden ist in Fig. 39 oben links abgebildet; man vergleiche damit Fig. 40. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 38.

sind. Auch Nebenhoden und Samenleiter zeigen den gleichen Bau wie bei einem jungen, unentwickelten Tier.

Der Hahn hatte während des Frühjahrs und Sommers kein anderes Benehmen gezeigt als sein großer Bruder, er war, wie schon erwähnt, etwas schüchterner gewesen, hatte aber gekräht und vielfach auch Hennen getreten. Demnach darf es als sicher bezeichnet werden, daß er seinerseits auch im Frühjahr vollkommen geschlechtsreif war. Dies geht ja auch aus der Ausbildung des Gefieders, des Kammes und der Kinnlappen hervor, die ebenso entwickelt waren, wie bei dem anderen

Hahn, also das gewöhnliche Verhalten eines Hahnes, nicht eines Kapaunen zeigten. Und doch hatten sich seine Hoden während der Mauser zurückgebildet.

Ich habe hier die beiden äußersten Gegensätze geschildert. Wie aber schon oben erwähnt, zeigten die Hoden der von mir während der Mauser untersuchten Hähne verschiedenes Verhalten, sie waren zum Teil ganz groß, zum Teil klein. Im Mikroskop fanden sich alle Übergänge zwischen den beiden hier geschilderten Formen. Wie schon erwähnt bei sechs Tieren noch lebhafteste Samenbildung mit keinen nennenswerten Rückbildungserscheinungen, also annähernd das Bild des volltätigen Hodens, im anderen Fall ein ausgesprochener Ruhehoden. Zwischen beiden Formen gibt es alle erdenklichen Übergänge: Hoden, bei denen die Samenbildung mehr oder weniger vollkommen zum Stillstand gekommen war und andere, die nicht so starke Veränderungen aufwiesen, aber doch wesentlich kleiner waren als in der Fortpflanzungszeit. Vielleicht handelt es sich bei diesen um Tiere, bei denen die Rückbildungen erst anfingen.

Fassen wir die Ergebnisse dieser Befunde zusammen, so können wir sagen, daß ein Teil der Haushähne zwar unter der Pflege von seiten des Menschen (Einfluß der Domestikation) dauernd brünstig geworden ist, bei einem Teil sind aber die ursprünglichen Verhältnisse noch vorhanden, d. h. bei ihnen bilden sich die Hoden nach der Fortpflanzungszeit auf einen den jugendlichen Verhältnissen ganz ähnlichen Zustand, den Ruhezustand zurück, genau in der gleichen Weise, wie wir dies bei allen periodisch brünstigen, freilebenden Vogelarten kennen. Daß diese Rückbildung gerade in der Zeit der Mauser erfolgt, ist nur selbstverständlich. Die Mauser liegt nach der eigentlichen Fortpflanzungszeit, sie ist ein Zustand, in dem der Körper des Vogels sehr stark in Anspruch genommen wird, alle verfügbaren Stoffe werden hier zum Ersatz des Federkleides verwendet und es kann nicht wundernehmen, daß gerade hier die Tätigkeit der Hoden aussetzt, da sie ja ihrerseits auch den Körper stark in Anspruch nimmt. Während der Mauser wird der Gesamtkörper des Vogels also in zweierlei Hinsicht besonders stark in Anspruch genommen. Die freilebenden Arten sind nicht imstande, allen diesen Ansprüchen zu genügen und deshalb setzen da die Hoden stets ihre Tätigkeit aus. In der Gefangenschaft aber kann diese doppelte, man könnte fast sagen Schädigung, zum Teil wenigstens durch besonders gute Pflege und Fütterung ausgeglichen werden, hier kommen dann noch ererbte Fähigkeiten dazu, die im Verlauf der Geschlechter in der Gefangenschaft erworben und durch die Auswahl des Menschen gesteigert wurden, und

so sehen wir, daß der ursprüngliche Zustand bei einzelnen Hähnen ganz verschwunden, bei anderen aber im Verschwinden begriffen ist. Am Haushahn können wir also besonders deutlich erkennen, in welcher Weise das Geschlechtsleben sich unter der Pflege des Menschen verändert hat und noch verändert. Es ist besonders bezeichnend, daß ein Teil der Hähne schon dauernd brünstig ist, während die übrigen — vielleicht sind es die schwächlicheren — und alle Hennen noch den ursprünglichen Zustand gewahrt haben. Es steht demnach zu erwarten, daß es im Verlaufe der Jahre gelingen wird, Haushuhnrassen zu züchten, bei denen auch die Hennen dauernd fortpflanzungsfähig sind, also das ganz Jahr hindurch Eier legen. Einzelne solcher Fälle kommen schon jetzt manchmal zur Beobachtung, es ereignet sich manchmal, daß bei ganz hochgezüchteten Rassen die Hennen auch während der Mauser vereinzelte Eier legen[1].

b) Die Angaben Cenis über den Einfluß der Sehzentren auf die Hodentätigkeit.

Für die folgenden Versuche und vor allem für die Deutung der Beobachtungen, die Ceni mitgeteilt hat, sind diese Feststellungen von besonderer Bedeutung. Ceni weiß offenbar nicht, daß der Haushahn noch periodisch brünstig sein kann, und daß sich seine Hoden während der Mauser noch zurückbilden können. Vor allem ist ihm auch unbekannt, daß während der Mauser Kamm und Bartlappen sich auch bei den Hähnen häufig verkleinern und blaß werden und daß gleichzeitig mit dem Federwechsel sich auch die Haltung der Tiere etwas verändert. Dies ist schon aus seiner Arbeit über den Einfluß der Hirnzentren auf die Fortpflanzungserscheinungen (1907) zu erkennen. Ceni entfernte bei Hühnern einen Teil der Hirnrinde mit dem Thermokauter oder aber die eine Hemisphere mit Hilfe eines Spatels. Die Tiere überstanden größtenteils die Operation recht gut und gingen erst nach längerer Zeit, manchmal erst nach Jahren, langsam an allgemeiner Entkräftung zugrunde. Dabei bildeten sich bei den Hähnen, über die Hennen berichtet eine andere Arbeit, die Hoden sehr stark zurück. Schon 3—4 Tage nach dem Eingriff war die Samenbildung ganz zum Stillstand gekommen und erst nach einigen Monaten, wenn die Folgen der Operation überstanden waren, zeigten die Hoden wieder den gewöhnlichen Bau. Die Samenbildung ging in der üblichen Weise vor sich, was Ceni aus der Tatsache erschloß, daß die Eier von Hennen, die nur durch operierte

[1] Vgl. dazu die Anmerkung auf S. 543.

Hähne getreten werden, befruchtet waren. Ein bis zwei Jahre nach dem Eingriff trat dann bei den Hähnen allgemeine schwerste Kachexie ein. Dabei bildeten sich auch die Hoden stark zurück und zwar betraf diese Veränderung nur das Keimgewebe, nicht aber die Zwischenzellen. Die Hoden verhielten sich dabei, wie ich schon früher (1918) ausführte, genau so, wie bei zeitweise brünstigen Arten in der Zeit der Geschlechtsruhe, oder bei dauernd brünstigen Arten während schwerer Allgemeinschädigungen oder Krankheiten. Die von CENI an den Keimdrüsen festgestellten Veränderungen waren meiner Ansicht nach nur die Folge der schweren Schädigung des Gesamtkörpers und berechtigen in keiner Weise zu den Schlüssen, zu denen CENI gelangt, daß nämlich die Keimdrüsen unmittelbar durch das Zentralnervensystem beeinflußt werden.

In Fig. 8 seiner 1907 erschienenen Arbeit bildet CENI die Hoden zweier Hähne, eines operierten und eines gesunden ab. Beide wurden am 19. III. 07 getötet. Sie zeigen die gleichen Unterschiede, die ich hier in der Fig. 39 zeigen kann und lehren, daß durch Allgemeinschädigungen die Samenentwicklung einfach unterbrochen wird, in der gleichen Weise wie dies bei allen freilebenden Arten während der Geschlechtsruhe eintritt.

In neuerer Zeit (1922) hat dann CENI noch weitere Versuche an Hähnen ausgeführt, auf die ich hier näher eingehen muß, weil sie die Grundlage zu meinen weiteren Untersuchungen bilden. CENI wollte an ausgewachsenen Hähnen »die Verbindung zwischen Sehfunktion und Geschlechtszentren« ermitteln. Er zerstörte deshalb bei seinen Versuchstieren die Hornhaut mittels des Glühstifts. »Die Hähne reagieren auf die Blindheit in verschiedenem Grade, je nach der jährlichen Periode ihrer größeren oder kleineren physiologischen Geschlechtstätigkeit.« Aus diesem Satz ist zu erkennen, daß CENI mit den Unterschieden in der Geschlechtstätigkeit während der verschiedenen Zeiten des Jahres vertraut ist.

Nach dem Eingriff verändert sich das Verhalten der Tiere zunächst gar nicht. 5—6 Tage lang bewahren die Hähne ihre Lebhaftigkeit. Sie krähen auch weiter. Nach 6—7 Tagen werden sie aber gewöhnlich stumm. Spätestens tritt dieser Zustand in der dritten Woche ein oder der Hahn kräht nur noch selten. Hähne, die im Frühjahr geblendet wurden, fangen aber am 10.—12. Tage nach dem Eingriff gewöhnlich wieder an zu krähen. In diesem Falle bleibt der äußere Geschlechtscharakter unverändert, während die Hoden »atrophieren«, wenn auch nur wenig. Sie verkleinern sich etwa um ein Drittel der früheren Größe, »sie werden weich und treten in Hypoaktivität, die Sperma-

togenese besteht noch, ist aber sehr gering. Keine anderen bedeutenden Veränderungen beobachtet man an den Samenzellen oder an den Zwischenzellen«.

Ganz anders sollen sich die im Herbst oder Winter geblendeten Hähne verhalten, sie bleiben 1, 2 oder 3 Monate stumm, »während dieser Zeit schwinden auch die somatischen Geschlechtscharaktere. Die Federn verlieren ihren metallischen Glanz, der Kamm und die Koller werden atrophisch, anämisch und welk — der Hahn sieht wie ein Kapaun aus«. Schon bei dieser Feststellung ist CENI ein Irrtum unterlaufen, er schildert hier das gewöhnliche Verhalten eines Mauserhahnes. Ein Kapaun sieht ganz anders aus. Bei ihm zeichnet sich gerade das Gefieder durch besonders schönen Glanz aus, dies haben besonders die Untersuchungen von SELLHEIM (1898) gelehrt, der Kamm und die Kinnlappen sind klein, aber nicht welk. Daß beide Teile beim Kapaun gewöhnlich fehlen, rührt zumeist daher, daß sie einem alten Brauch zufolge abgeschnitten werden.

Die Hoden der zuletzt von CENI beschriebenen Hähne verlieren etwa $^3/_4$ ihrer Größe und zeigen schwere Veränderungen an den Samenzellen, desgleichen auch am Zwischengewebe. »Schon gegen den zweiten Monat werden die Samenröhren unförmig, verkleinern sich sehr. Auch enthalten sie nur die festen Epithelzellen, die sogenannten Spermatogonien und die Sertolizellen. Die Spermatogone finden sich außerdem im Ruhezustande während die Sertolizellen in Tätigkeit sind« (S. 506). Worin diese Tätigkeit besteht, wird leider nicht angegeben. Die beigegebenen Abbildungen sind zu undeutlich, als daß man aus ihnen irgendwelche Einzelheiten erkennen könnte. Wenn Sertolizellen in Tätigkeit sind, dann stehen sie mit ihren Protoplasmafortsätzen mit Spermatiden in Verbindung; wahrscheinlich hat CENI dies so gemeint. Es ist aber zur Klärung der hier schwebenden Frage gar nicht notwendig, auf die Sertolizellen einzugehen, über ihre Bedeutung haben ja die verschiedenen Arbeiten von SCHINZ und SLOTOPOLSKY (1924/1925) weitgehende Aufklärung gebracht und ich kann deshalb auf diese verweisen.

Im dritten Monat nach dem Eingriff treten dann die Zwischenzellen in einen Reaktionsprozeß ein, sie vermehren sich. Nach diesem Zeitabschnitt, welcher nach der Ansicht CENIS »durch die Rückbildung aller Geschlechtscharaktere gekennzeichnet ist«, verhalten sich die Tiere wieder anders, die Samenbildung beginnt und auch im übrigen stellt sich der gewöhnliche Zustand wieder her. Aus diesen Befunden schließt nun CENI, daß die Sehkraft eine direkte Rückwirkung auf die höheren Geschlechtszentren ausübe. Er erklärt allerdings nicht, warum diese Rückwirkung in den einzelnen Zeiten des Jahres so sehr verschieden ist.

Schon beim Lesen der CENIschen Arbeit — auf die gegen mich gerichteten Angriffe, komme ich noch kurz zurück, ich habe sie aber schon 1922 widerlegt — erkannte ich ohne weiteres, daß CENI bei den im Herbst und Winter geblendeten Hähnen das bezeichnende Verhalten des mausernden Vogels schildert, wie es auch sehr häufig bei nichtgeblendeten Tieren zu beobachten ist.

c) Eigene Versuche über den Einfluß der Sehkraft auf die Hodentätigkeit.

Um aber ganz sicher zu gehen, habe ich seine Versuche nachgeprüft und eine ganze Reihe von Hähnen in der von ihm angegebenen Weise geblendet. Die vollkommen ausgewachsenen, geschlechtsreifen Tiere wurden mindestens 4 Wochen lang in einem Käfig gehalten, in dem Futter- und Wassergefäße stets an der gleichen Stelle standen. Dies ist notwendig, damit die Vögel später auch ohne zu sehen die Gefäße finden, anderenfalls verhungern sie nämlich nach der Blendung sehr leicht. Der Eingriff wurde in der Art vorgenommen, daß die Augen mit Kokainlösung betröpfelt wurden, dann wurde das ganze Auge mittels eines glühenden Stiftes zerstört. Der Eingriff war also viel tiefgreifender als ihn CENI vornahm.

Das Ergebnis der Versuche war folgendes: Die vom November bis Juni geblendeten Hähne zeigten überhaupt keine Veränderung, sie blieben munter, krähten furchtbar viel, vielfach sogar die ganze Nacht hindurch, ja, in vielen Fällen steigerte sich die Kräherei manchmal bis zur Unerträglichkeit. Dies ist nicht auffällig: Blendete man doch früher viele Stubenvögel, besonders die Buchfinken, um sie zu besonders feurigem und fleißigem Schlagen anzuhalten. Das Gewicht der Hähne veränderte sich in keiner Weise, ebensowenig traten am Gefieder Veränderungen auf. Die Hoden untersuchte ich nach 2, 6, 8, 10, 14, 17 und 20 Tagen und dann noch mehrere Wochen später. Niemals konnte ich an ihnen auch nur die geringsten Veränderungen feststellen, mit Ausnahme von den Erscheinungen, die man auch sonst bei Hähnen beobachtet, wenn sie keine Gelegenheit haben, Hennen zu treten. Niemals erkannte ich die von CENI beobachteten Rückbildungsvorgänge. Bei den meisten der Hähne trat eine Rückbildung der Samenbildungszellen ein, wenn die Mauser begann. Sie verhielten sich also auch in dieser Hinsicht ebenso wie ungeblendete Tiere.

Bei Hähnen, die im August, September und Oktober vor oder während der Mauser geblendet wurden, fand ich folgende Verhältnisse: Der Verlauf des Federwechsels wird durch den Eingriff in keiner Weise

gestört, er vollzieht sich ebenso wie sonst. Wenn die Mauser sich sehr rasch abwickelt, dann zeigen die Hähne die von Ceni geschilderten Verhältnisse, sie gleichen dabei aber, wie schon oben erwähnt, in keiner Weise einem Kapaunen. Der Kapaun zeichnet sich ja durch sein besonders schönes und prächtiges Gefieder aus, was man vom Mauserhahn nicht behaupten kann. Die Hoden verhielten sich dabei verschieden. Bei der Mehrzahl der geblendeten Mauserhähne bilden sie sich zurück und zeigen dann die gleichen Erscheinungen, die ich oben schon vom Mauserhoden beschrieben habe. In zwei Fällen, diese sind besonders wichtig, fand ich aber anderes Verhalten. Der eine Hahn war am 28. VIII. 22, der andere am 17. IX. 22 geblendet worden, beide Tiere befanden sich zur Zeit des Eingriffs in der Mauser, der Federwechsel ging langsam vonstatten. Jeder der Hähne wurde genau zwei Monate nach der Blendung getötet, die Hoden waren bei beiden sehr groß und zeigten das gewöhnliche Bild wie man es auch sonst beim vollgeschlechtlich entwickelten Hahn sieht. Eine Rückbildung war hier trotz der Blendung nicht eingetreten. Das Ergebnis dieser Versuche zeigt ganz deutlich, daß der gewöhnliche Ablauf der Geschlechtstätigkeit beim Hahn durch die Blendung, gleichgültig zu welcher Jahreszeit sie vorgenommen wird, in keiner Weise beeinflußt wird, die geblendeten Hähne verhalten sich ebenso wie nichtgeblendete, vorausgesetzt, daß sie entsprechend ernährt werden. Ein deutlicher Beweis dafür, daß der von Ceni angenommene Zusammenhang zwischen Sehzentrum und höheren Geschlechtszentren nicht besteht. Die Ergebnisse seiner Blendungsversuche sind ja genau die gleichen wie in meinen, Ceni konnte zu seiner irrtümlichen Deutung nur deshalb kommen, weil ihm das gewöhnliche Verhalten der Hähne während der Mauser unbekannt war.

d) Das Verhalten der Hoden bei geschlechtsreifen Hähnen, die keine Gelegenheit hatten, den Geschlechtstrieb zu befriedigen.

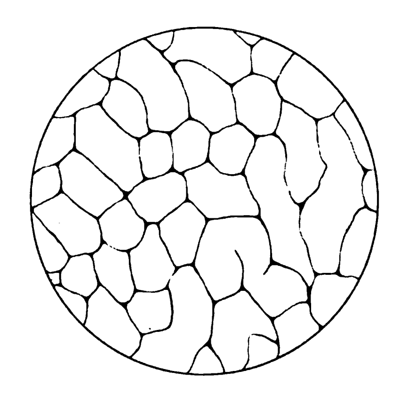
Schon bei meinen früheren Versuchen an Haushühnern hatte ich festgestellt, daß die Geschlechtstätigkeit der Hähne durch die Gefangenschaft nicht beeinträchtigt wird und bin gerade dadurch auf die Unterschiede im Verhalten der Keimdrüsen bei beiden Geschlechtern aufmerksam geworden. Nun habe ich meine damaligen Versuche noch erweitert und ebenso wie bei den eben erwähnten Blendungsversuchen auch sonst festgestellt, daß man einen Hahn, wenn er einmal ausgewachsen und ganz geschlechtsreif ist, zu jeder beliebigen Zeit des Jahres in einen engen Käfig sperren kann, ohne daß seine Geschlechtstätigkeit

dadurch erheblich beeinträchtigt wird. In den ersten Wochen zeigen die Hoden keinerlei wesentliche Veränderungen, erst nach 4—6 monatlichem Aufenthalt im engen Käfig, und zwar besonders dann, wenn die Hähne sehr reichlich gefüttert werden und im Anschluß daran stark an Gewicht zunehmen, lassen sich Rückbildungserscheinungen feststellen. Sie sind aber außerhalb der Mauser niemals sehr stark. Man stößt nur immer wieder auf die Erscheinung, der man überall bei der Untersuchung der Hühnerhoden begegnet, wenn die Tiere fern von Hennen gehalten werden, das heißt nicht in der Lage sind, ihren Geschlechtstrieb zu befriedigen. Dann sind die Hodenkanälchen enger als sonst, es ist meist kein deutlicher Hohlraum in ihnen zu erkennen, die Samenbildung ist verlangsamt, es finden sich lange nicht soviel Teilungen, wohl aber sehr viele Samenfäden, die auch im Inneren der Kanälchen liegen und dort zusammen mit ganz vereinzelten anderen abgestoßenen Zellen in einer krümeligen Masse gefunden werden. Die Unterschiede gegenüber dem Hoden solcher Hähne, die auf dem Hofe gehalten werden und dort reichlich Gelegenheit haben, ihren Geschlechtstrieb zu befriedigen, sind also nicht sehr erheblich, sie fallen beim Vergleich aber doch in die Augen.

Auch dafür ein Beispiel: Zwei Hähne, Brüder, aus der Frühjahrsbrut 1922 wurden bis zum Herbst 1922 in einem Stall gehalten, in dem sich nur Hähne und Kapaune befanden, sie hatten reichlich Auslauf ins Freie. Am 1. II. 24 wird der eine von ihnen auf einen Hof mit Hennen gebracht. Nach 3 Monaten werden beide Tiere getötet. Der auf dem Hof, fern von den Hennen gehaltene Hahn, wiegt 1960 g, der andere 1780 g, die Gewichtsunterschiede sind also nicht beträchtlich. Die Hoden des Abstinentenhahnes halten nur $^5/_6$ des Rauminhaltes von den Hoden des anderen Tieres, auch diese Unterschiede sind also nicht erheblich und liegen innerhalb der Einzelschwankungen. Im Schnitt (Abb. 1 u. 2, Taf. 5) finden sich die oben beschriebenen Unterschiede. Bei dem Hahn, der reichlich Gelegenheit hatte, seinen Geschlechtstrieb zu befriedigen (Abb. 1, Taf. 5) sind die Kanälchen weit, mit deutlichem Hohlraum, lebhafteste Samenbildung ist zu erkennen. Das Zwischengewebe ist spärlich und nicht übermäßig reich an Lipoiden, wohl aber finden sich im Inneren der Kanälchen massenhaft allerfeinste, durch Sudan III darstellbare Tröpfchen, besonders in den äußersten Zellagen.

Bei dem anderen Hahn sind die Kanälchen enger. Der Hohlraum ist in ihnen stellenweise deutlich zu erkennen, manchmal ist das ganze Innere ausgefüllt von Samenfäden, gerinnselartigen Massen und vereinzelten, abgestoßenen Zellen. Das Zwischengewebe ist viel besser

entwickelt als bei dem anderen Tier und vor allem geradezu vollgepfropft (Abb. 2, Taf. 5) mit zum Teil überaus großen Lipoidtröpfchen. Im Gegensatz dazu finden sich im Inneren der Kanälchen überhaupt keine mit Osmium, Sudan III oder Scharlachrot darstellbaren Massen. Der Unterschied ist auf den beiden Zeichnungen auf der Tafel 5 sehr deutlich zu erkennen. Er geht auch sehr deutlich sinnfällig aus der folgenden Tatsache hervor, welche die Fig. 42 veranschaulicht. Bei dem mit den Hennen zusammengehaltenen Hahn haben die einzelnen Kanälchen durchschnittlich 300 μ Durchmesser, in dem abgezeichneten Gesichtsfelde sind 44 Querschnitte getroffen. Bei dem anderen Hahn



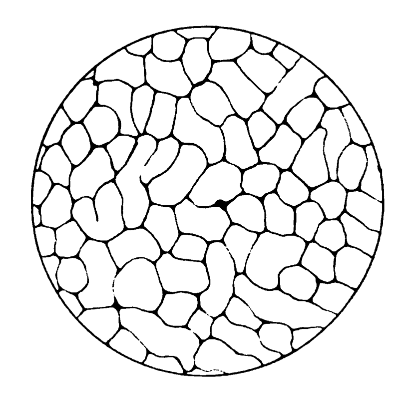


Fig. 42.
Kanälchendicke am rechten Hoden zweier gleichalter Hähne, jeweils ein gleich großes Gesichtsfeld bei gleicher Vergrößerung gezeichnet.
Links von einem Hahn, der mit Hennen zusammen gehalten wurde, also den Geschlechtstrieb befriedigen konnte, rechts von einem Hahn, der sonst unter gleichen Bedingungen, aber fern von den Hennen gehalten wurde.

halten die Kanälchen im Durchschnitt nur 200 μ auf dem gleichgroßen, bei gleicher Vergrößerung abgezeichneten Gesichtsfeld sind 85 Querschnitte getroffen, also fast doppelt soviel als bei dem anderen Tier[1].

Diese Befunde lehren deutlich, daß das mikroskopische Bild des Hodens durch die Geschlechtstätigkeit beeinflußt werden kann. Auch solche Tatsachen müssen berücksichtigt werden, wenn man die Ergebnisse der einzelnen Versuche beurteilt. Offenbar werden durch häufigen Geschlechtsverkehr die Samenbildungszellen zu rascherer Teilung angeregt, während ihre Vermehrung bei fehlendem Geschlechtsverkehr verlangsamt, ohne daß die Samenbildung dabei ganz zum Stillstand kommt. Jedenfalls

[1] Man vergleiche dazu auch noch Textfig. 38 u. 40, auf dem die Unterschiede auch sehr deutlich zu erkennen sind.

gibt es beim Hoden hier keine »Inaktivitätsatrophie« wie etwa beim Muskel. Die Fähigkeit eines Tieres, zu befruchten, leidet unter der geschlechtlichen Enthaltsamkeit in keiner Weise, dies läßt sich an Hähnen allerdings etwas schwerer beweisen als an Säugetieren.

Ich habe mehrfach Kaninchenböcke 2—6 Monate lang allein gehalten und dann einmal mit einem Weibchen zusammengebracht. Die Böcke besprangen das Weibchen stürmisch und befruchteten es fast stets. Die gleiche Erscheinung erkennt man auch bei Haushunden. Die Rüden haben hier oft genug jahrelang keine Gelegenheit, ihren Geschlechtstrieb zu befriedigen, obwohl er dauernd rege ist. Werden sie aber zu einer läufigen Hündin gelassen, so bespringen und befruchten sie diese sofort. Die geschlechtliche Enthaltsamkeit und die durch sie hervorgerufenen Veränderungen am Hoden beeinträchtigen also die Fähigkeit, sich zu paaren und zu befruchten in keiner Weise.

e) Der Einfluß des Gefangenlebens auf die Hoden junger, wachsender Hähne.

Aus meinen Mäuseversuchen hatte ich nun erkannt, daß die Hodentätigkeit beim ausgewachsenen Tier nur schwer beeinträchtigt werden kann, viel leichter dagegen bei jungen, wachsenden Mäusen. Um festzustellen, in welcher Weise die Samenbildung des Hahnes durch äußere Einflüsse während des Wachstums beeinträchtigt werden kann, habe ich noch weitere Versuche ausgeführt, ihre Ergebnisse seien im Folgenden mitgeteilt.

Am 1. VI. 22 kaufte ich 20 junge, rebhuhnfarbige Italienerhähne, die künstlich erbrütet, am 2. und 3. IV. 22 geschlüpft waren. Die Tiere waren bis dahin auf dem Geflügelhof gehalten, sie wogen durchschnittlich 500 g, krähten fleißig und rauften viel, Kamm und Kinnlappen war schon so groß, daß man auch an ihnen den Hahn deutlich erkennen konnte, das Gefieder war noch nicht vermausert, im Schwanz war noch keine sichelförmige Feder.

Die Tiere wurden in drei Gruppen eingeteilt, vier Stück blieben zu Prüfzwecken auf dem Hof bei den Hennen, je acht Stück kamen in kleine, hohe, helle Käfige und wurden gut gefüttert, je acht kamen in kleine Käfige, die in einem Raume standen, in den nur ganz wenig Licht durch eine kleine Lücke fiel. Auch die Tiere der letzten Gruppe erhielten reichlich Futter, sowohl Körner, als auch Grünfutter, als auch Kalk. Bei den weiteren Besprechungen bezeichne ich diese Gruppen als 1. Prüftiere, 2. Hellkäfigtiere und 3. Dunkelkäfigtiere.

Die Prüftiere entwickelten sich in der gewöhnlichen Weise, sie krähten munter weiter, Kamm und Kinnlappen wuchsen sehr stark und nahmen dabei dunkelrote Farbe an. Das Gefieder zeigte die bezeichnende Entwicklung, das Gewicht stieg gut. Ende September waren die Hähne vollkommen vermausert und jetzt durchschnittlich 1300 g schwer. Sie sind also jetzt ausgewachsen. Am 26. IX. 22 werden

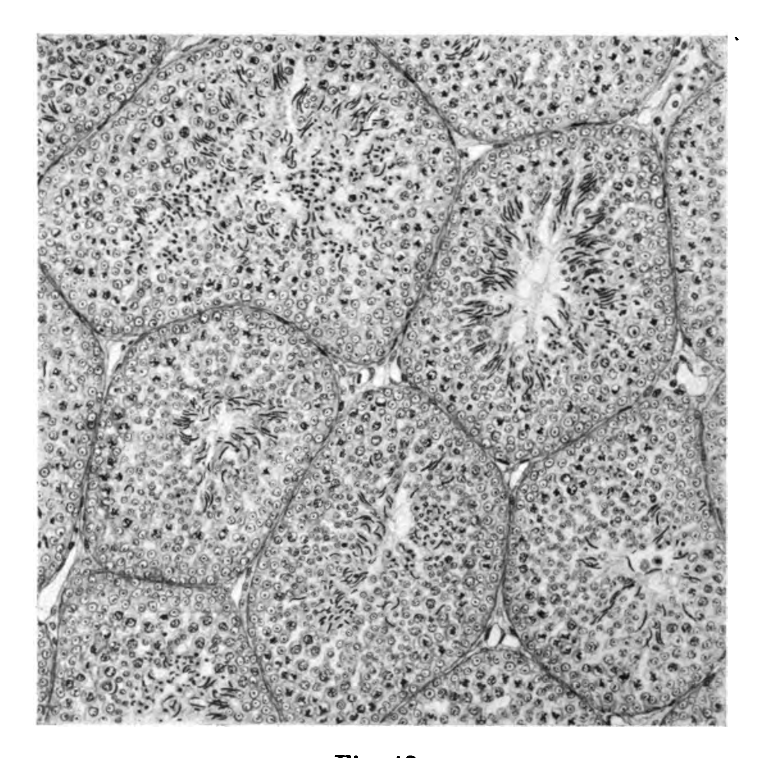


Fig. 43.
Schnitt durch den rechten Hoden eines 6 Monate alten Hahnes, der im Herbst nach der Mauser zu treten beginnt. Fix. usw. wie bei Fig. 38.

zwei der Prüftiere getötet, ich hatte sie vorher öfters beim Treten beobachtet, beide verhalten sich gleich, weshalb ich mich darauf beschränken kann, nur den einen zu schildern.

Er hat sehr wenig Fett, die Muskulatur ist kräftig, die Mauser ist vollkommen beendet, es finden sich keine Blutkiele mehr. Dagegen sind die Hoden nicht vollkommen entwickelt, kleiner als bei einem ganz ausgewachsenen Hahn, die Maße betragen rechts 23,0 : 10,0 mm, links 22,5 : 12 mm, der Inhalt demnach rechts 1210 cmm, links 1800 cmm.

Im Schnitt (Fig. 43) erkennt man folgendes: Die Kanälchen haben 120 bis höchstens 200 μ Durchmesser, sie liegen sehr dicht beieinander, so daß nur sehr wenig an Blutgefäßen äußerst reiches Zwischengewebe vorhanden ist. Es finden sich auch nur ganz wenige Zwischenzellen. Die Eigenhaut der Kanälchen ist fein und zart. Im Innern finden sich massenhaft Ursamenzellen, zum Teil in Teilung begriffen, dann zahlreiche Spermatozyten in allen Zuständen des Wachstums und der Teilung, viele Präspermatiden und Spermatiden, die zu Samenfäden ausreifen. Vollentwickelte, reife Spermatozoen sind verhältnismäßig noch wenig vorhanden, sie sind größtenteils noch in Verbindung mit der Kanälchenwand. Der Hohlraum ist sehr eng, an vielen Stellen kaum zu erkennen, er enthält hauptsächlich feinkörniges Gerinnsel und wenig abgestoßene Samenfäden, auch einzelne zugrunde gehende Zellen.

Die acht Hähne, die in hellen Käfigen gut gefüttert wurden, verhielten sich auch ganz gleichmäßig, sie nahmen gut an Gewicht zu und wogen am 26. IX. 22 durchschnittlich 1500 g, waren also um etwa 200 g, das ist etwa 15 %, schwerer als die auf dem Hofe gehaltenen Tiere. Das ist leicht durch die mangelnde Bewegungsfreiheit zu erklären. Bei den im Käfig gehaltenen Hähnen ging aber auch die Mauser langsamer vor sich, alle acht Hähne waren Ende September noch mitten im Federwechsel, die Schwanzfedern waren zum Teil schon vollkommen ausgewachsen, doch wurde bei diesen Hähnen der Schwanz anders getragen, nicht so steil aufwärts, sondern mehr hängend, so daß er am Boden schleifte. Dadurch erschien der ganze Körper der Hellkäfighähne sehr lang gestreckt und erinnerte etwas an den eines Kapaunen. Die Kämme und Bartlappen waren kleiner als bei den Prüftieren, auch hingen die Kämme zum Teil etwas über, während sie bei den Prüftieren aufrecht standen. Andererseits waren bei den Käfighähnen die Sporen etwas besser entwickelt. Die Tiere krähten wenig, rauften aber viel miteinander.

Vier der Hellkäfighähne wurden am 26. IX. geschlachtet, die Muskulatur war gut entwickelt, das Fettpolster mäßig gut ausgebildet. Die Hoden waren klein; auch bei ihnen genügt es, den an einem der Hähne erhobenen Befund zu beschreiben, weil sich auch hier alle Hähne gleichmäßig verhielten. Die Maße betrugen rechts 13,8 : 8,2 mm, links 16,0 : 8 mm, der Inhalt demnach rechts 480 cmm, links 540 cmm, sie waren demnach sehr wesentlich kleiner als bei den Prüftieren und zeigten auch im mikroskopischen Bau ganz anderes Verhalten. Fig. 44.

Die Kanälchen sind eng, sie haben nur 50—100 μ Durchmesser und sind von feiner Eigenhaut umgeben. Das Zwischengewebe ist in viel

größerer Menge vorhanden als bei den Prüftieren, es ist auch hier sehr reich an Blutgefäßen, enthält aber auch massenhaft sehr gut ausgebildete Zwischenzellen, die ich weiter unten noch eingehender beschreiben werde. Die einzelnen Kanälchenquerschnitte bieten nicht durchweg das gleiche Bild. In einigen von ihnen besteht die Wandbekleidung aus einer 2—3 fachen Lage von Ursamenzellen mit wenig Teilungen, auf sie

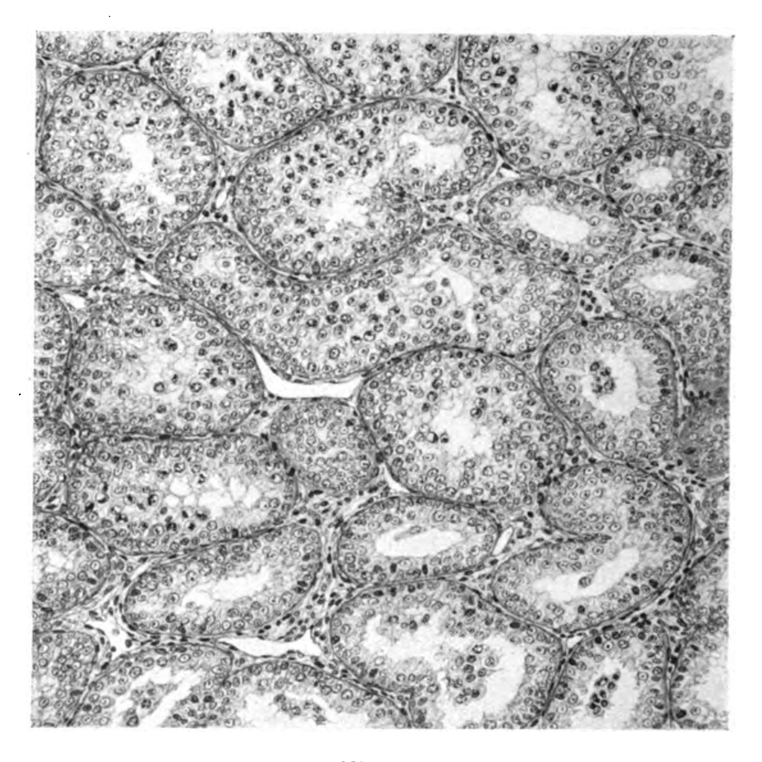


Fig. 44.
Schnitt durch den rechten Hoden eines 6 Monate alten Hahnes, der 3 Monate lang bei guter Fütterung im hellen Käfig gehalten worden war. Fix. usw. wie bei Fig. 38.

folgen Spermatozyten in verschiedenen Zuständen des Wachstums und der Teilung. Reifeteilungen, Spermatiden und Samenfäden sind nirgends zu erkennen. An anderen Stellen sind die Kanälchen aber nur von einer einfachen oder doppelten Lage ruhender Ursamenzellen ausgekleidet, die sich nicht teilen, in solchen Abschnitten zeigen die Kanälchen das bezeichnende Bild des Ruhehodens. Der Hohlraum ist meist eng, er enthält neben körnigem Gerinnsel zahlreiche abgestoßene und zugrundegehende Samenbildungszellen.

Die Hoden dieser, im hellen Käfige gehaltenen Jungtiere, sind also, wie ein Vergleich mit den Prüftieren (Fig. 43) ohne weiteres lehrt, in der Entwicklung zurückgeblieben, ja noch mehr. Wie die zahlreichen abgestoßenen Zellen beweisen, finden in ihnen auch Rückbildungsvorgänge statt, die Hoden sind also auch hier durch das Gefangenleben



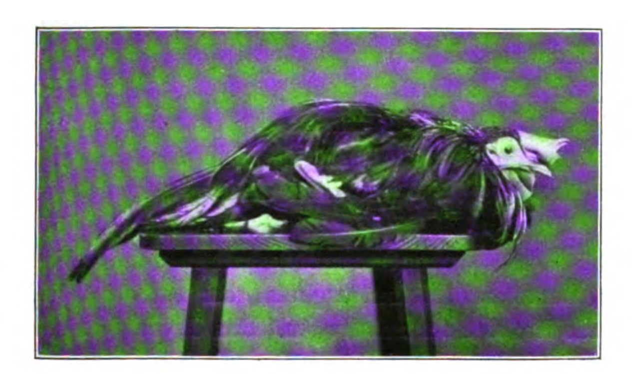


Fig. 45.

Unten 6 Monate alter Hahn, der 3 Monate lang im dunkeln Käfig gehalten worden war, oben ein gleichaltriges Prüftier, dessen Stellung dadurch beeinträchtigt ist, daß es auf der Stuhllehne festgebunden wurde; man beachte die Kämme.

geschädigt. Mit diesem Umstand stimmt es ja überein, daß die Gesamtgestalt des Hahnes nicht den Bau zeigt, wie beim vollkommen geschlechtlich entwickelten Tier, sondern etwas an den Bau eines Kapaunen erinnert. Die schlechtere Ausbildung des Kammes und der Kinnlappen, der lange, flach getragene Schwanz sind ebenso wie die größeren Sporen Kennzeichen, die wir beim Kapaunen infolge der fehlenden Keimdrüsen

beobachten, sie kommen bei diesen Versuchstieren infolge der mangelhaften Samenbildung nur angedeutet zum Ausdruck.

Ganz anders verhalten sich die im Dunkelkäfig gehaltenen Hähne. Zunächst zeichneten sie sich dadurch aus, daß sie nur recht wenig fraßen und schon nach drei Tagen das Krähen einstellten. Dies muß besonders betont werden. Hält man nämlich einen alten, vollentwickelten Hahn im dunklen Käfig und füttert ihn entsprechend, so kräht er, besonders dann, wenn er andere Hähne hört, häufig viel und verhält sich dann wie ein geblendeter Hahn. Obwohl den Dunkelkäfigtieren in meinen Versuchen genügend Futter gereicht wurde, so nahmen sie doch nur schlecht zu und bekamen alle mehr oder weniger starke Rachitis. Die Beine wurden schwach, bei einigen wieder konnten sie das Körpergewicht nicht mehr tragen, zwei der Tiere lagen dauernd (Fig. 45). Die Knochen waren sehr weich und ließen sich leicht biegen. Bei diesen Hähnen ging die Mauser nur ganz langsam vor sich. Die neuen Federn wuchsen großenteils wie Kiele aus, diese fielen nicht aus ihrer Umhüllung, weshalb die neuen Federn zum Teil wie helle Stacheln erschienen, besonders im Bereiche des Halses. Auffällig war dabei, daß die Schwanzfedern das gewöhnliche Verhalten zeigten, sie wuchsen sehr lang, allerdings auch bei ihnen waren teilweise die Fahnen von Häuten überzogen.

Sporen bildeten sich überhaupt nicht, der Kamm wuchs nur sehr langsam, er war blaß und hing über, genau wie bei einer Henne, ebenso waren die Kinnlappen blaß und klein. Dadurch erschien der Kopf im ganzen, abgesehen von der Farbe des Kammes, wie bei einer Henne der gleichen Rasse. Wie jämmerlich der Zustand bei einigen dieser Hähne war, zeigt deutlich die Fig. 45, auf der oben das Prüftier an die Lehne eines Stuhles angebunden und deshalb in unnatürlicher Haltung zu sehen ist, unten der Dunkelkäfighahn, der auf dem Tisch liegt und nicht imstande ist, sich fortzubewegen. Das Gewicht dieser Hähne betrug am 26. IX. 22 durchschnittlich 859 g, die Tiere waren also wesentlich leichter als die Prüfhähne und als die Hellkäfighähne.

Die Muskulatur ist weich, ganz schlecht ausgebildet, sie erscheint wenig blutreich, glasig, fast gallertig. Die Knochen sind ganz weich, fast völlig frei von Kalk, sogar die Oberschenkel lassen sich ohne Mühe mit dem Messer in Scheiben zerschneiden. Der Brustbeinkamm zeigt gewellten Verlauf, auch ein bekanntes Zeichen der Rachitis. Fett ist so gut wie gar keines vorhanden.

Die Hoden sind sehr klein, der rechte mißt 11,0 : 6,2 mm, der linke 12,0 : 5,2 mm, der Inhalt beträgt rechts 220 cmm, links 170 cmm. Die Hoden sind demnach kleiner als bei einem 10 Wochen alten Hahn der

gleichen Rasse. Im Schnitt (Fig. 46) zeigt sich folgendes Bild. Die Kanälchen sind sehr eng, sie halten durchschnittlich 80 μ im Durchmesser, viele sind nur 50—60 μ weit. Die Eigenhaut ist zart, aber sehr deutlich, sie zeigt den gewöhnlichen Bau. Im Kanälcheninneren finden sich fast nur junge, unentwickelte Ursamenzellen, die in 1—2facher Lage die Wand bekleiden. Unter ihnen sind zahlreiche Zellen mit dunk-

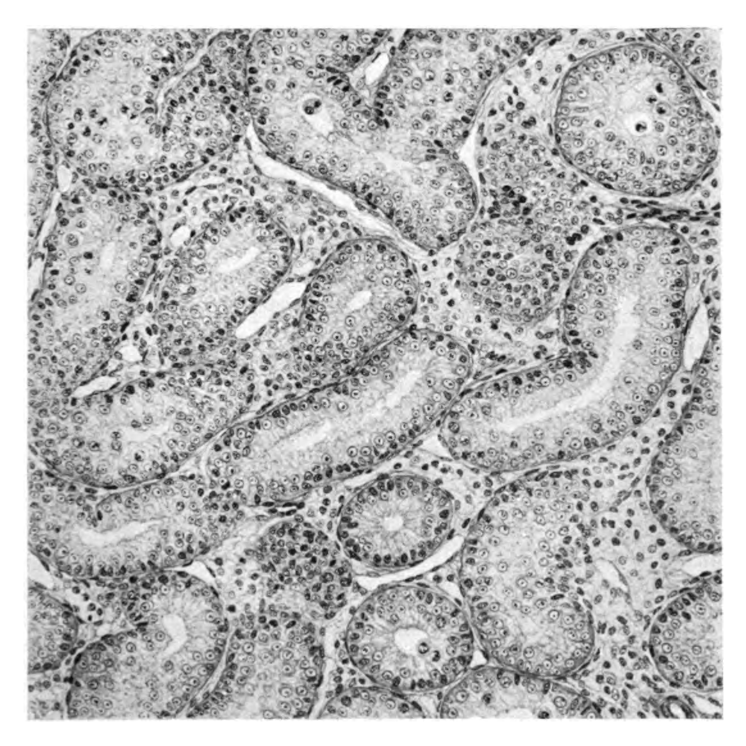


Fig. 46.
Schnitt durch den rechten Hoden eines 6 Monate alten Hahnes der 3 Monate lang im Dunkelkäfig gehalten worden war. Fixierung usw. wie bei Fig. 38.

len, länglichspindeligen Kernen, deren Längsachse senkrecht zur Kanälchenwand steht. Teilungen sind äußerst selten, desgleichen findet man nur ganz selten einzelne Spermatozyten, im Zustande des Wachstums, nirgends aber Reifeteilungen oder weiter fortgeschrittene Zustände der Samenbildungszellen, geschweige denn reife Samenfäden. Der Hohlraum der Kanälchen ist eng und meist nicht sehr scharf begrenzt, da der Plasmaleib der anstoßenden Zellen unregelmäßig aufgelockert, fast wie zerfetzt erscheint. Zumeist ist der Hohlraum leer, nur selten enthält er etwas Gerinnsel und vereinzelte abgestoßene, zugrunde gehende

Zellen. Abgesehen von diesen und von den wenigen Stellen, an denen ich Spermatozyten auffand, bietet der Hoden ganz das Bild eines Ruhehodens (vgl. Fig. 41), er unterscheidet sich von einem solchen nur durch die Menge des Zwischengewebes. Dieses ist nämlich sehr gut entwickelt, sehr reich an Blutgefäßen durchsetzt es in breiten Zügen den Raum zwischen den Kanälchen, diese weit voneinander trennend. Bei entsprechender Behandlung erkennt man, daß die Zwischenzellen osmierbare Körner in größerer Menge enthalten.

Zweifellos handelt es sich hier also um einen Hoden, dessen Entwicklung durch die Schädigung des Gesamtkörpers in krankhafter Weise gehemmt ist. Die Samenbildung ist zum Stillstand gekommen, nur an vereinzelten Stellen sind noch Andeutungen von ihr vorhanden, offenbar werden aber die wenigen gebildeten Spermatozyten unreif abgestoßen. Vom Hoden eines jungen Hahnes unterscheidet sich der Testikel recht wesentlich, von dem eines Mauserhahnes unterscheidet ihn die große Menge des Zwischengewebes. Berücksichtigt man nun, daß bei diesem Tier die peripheren Geschlechtsmerkmale ganz ähnlich ausgebildet waren, wie bei einer Henne der gleichen Rasse, so ist auch hier wieder der Schluß unabweisbar, daß das geschlechtsspezifische Inkret von den Keimzellen und nicht von den Zwischenzellen abgesondert wird.

Die übrigen Hähne dieser Versuche wurden weiter behandelt in der gleichen Weise wie vorher. Ich hatte die vier kräftigsten der Dunkelkäfigtiere am Leben gelassen, sie veränderten ihr Verhalten in der Folgezeit nur wenig. Sie bekamen nach wie vor reichlich Futter, auch Rüben und Kalk, die Rachitis besserte sich etwas und das Gewicht stieg. Während es am 26. IX. durchschnittlich 859 g betrug, wogen die Tiere am 5. XI. im Durchschnitt 1200 g. Von da ab ging das Gewicht allerdings wieder etwas zurück. Die Federn wuchsen weiter. Die Mauser kam mehr und mehr in Gang, immer neue Blutkiele kamen zum Durchbruch, doch blieben die Federn zum großen Teile von den hüllenden Häutchen überzogen und wirkten so eigentlich wie Stacheln und nicht wie Federn. Die Schwanzfedern wuchsen dabei besonders lang, sie bildeten sich allerdings bei weitem nicht so schön aus, wie bei den Prüftieren.

Zeitweise hatten die Hähne eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Stachelschwein oder besser gesagt, ihr Verhalten erinnerte an dasjenige von jungen Eisvögeln, die ja bekanntlich in Erdhöhlen ausgebrütet und aufgezogen werden. Bei ihnen zeigt, wie mir Herr Pastor KLEINSCHMIDT mündlich mitteilte, das Gefieder am ganzen Körper das Ver-

halten, das hier bei den Kummerhähnen hauptsächlich am Hals festgestellt werden konnte. Was aber dort natürlich ist, ist hier, ebenso wie die oben geschilderten Veränderungen der Knochen krankhaft, eine Folge des schlechten Gesamtzustandes, der durch die ungünstigen äußeren Verhältnisse bedingt ist.

Besonderer Besprechung bedarf noch das Verhalten des Kammes und der Bartlappen. Beide blieben bei den Dunkelkäfighähnen klein (Fig. 45 und 49), obwohl sich in den letzten Zeiten des Versuches auch bei ihnen ein gewisses Wachstum geltend machte. Sie sind kaum halb so lang wie bei den Prüftieren, sind bräunlich gelb, hell, der Kamm fällt um und zeigt, abgesehen von seiner Farbe, ganz ähnliches Verhalten wie bei einer Henne, bei dieser ist der Kamm aber rot[1]. Auch die Sporen der Versuchstiere blieben klein, bei zweien der Hähne waren sie gerade als verhornte Wärzchen zu erkennen, bei einem waren sie etwas größer, bei dem vierten schließlich 6 mm lang, nur bei ihm erhoben sie sich deutlich über die Schuppen des Fußes. Auffallend war das Verhalten der Gliedmaßenknochen. Trotz der überstandenen Rachitis waren sowohl die Knochen der Flügel als auch die der Beine ebenso lang, ja zum Teil sogar etwas länger, als bei den Prüftieren und den Hellkäfighähnen, nur etwas dünner als bei diesen. Im ganzen kann man diese Hähne nur als Kummerhähne bezeichnen, ein Blick auf die Fig. 48, 49, 50 wird diesen Ausdruck vollkommen bestätigen. Der Kopf zeigt auf den Lichtbildern, da die Farben des Kammes nicht zu erkennen sind, ganz ähnlichen Bau wie bei einer Henne der gleichen Rasse und ähnelt dem Kopf eines Kapaunen. Von diesem unterscheidet die »Kummerhähne« die schlechte Entwicklung des Gefieders, die geringe Ausbildung der Sporen und der schlechte Allgemeinzustand. Keiner der Hähne hat in den letzten Monaten gekräht, sie wurden vielmehr immer ruhiger, im letzten Monat steigerte sich aber ihre Lebhaftigkeit etwas, und gleichzeitig ging das Gewicht wieder zurück.

Am 29. XII. 24 wogen die Hähne durchschnittlich 1000 g (der leichteste 960, der schwerste 1050 g). An diesem Tage wurden die Tiere getötet, sie waren muskelschwach, das Fleisch hellrot, blutarm, weich, fast kein Fett war nachzuweisen, das Brustbein zeigte noch die Spuren der überstandenen Rachitis. Auch die übrigen Knochen waren biegsam weich, sie ließen sich aber jetzt nicht mehr mit dem Messer schneiden, waren also verkalkt. Der Befund war bei allen Dunkelkäfighähnen der gleiche, ebenso zeigten die Keimdrüsen das nämliche Bild.

[1] Bei den rebhuhnfarbigen Italienern besitzen übrigens auch die Kapaunen verhältnismäßig große Kämme.

Zwar waren die Hoden im ganzen noch immer sehr klein, jedoch wesentlich größer als bei den im September geschlachteten Hähnen des gleichen Versuches. Das größte Paar maß rechts 16,2 : 8,5 mm, links 17,5 : 10,0 mm, der Inhalt betrug rechts 610, links 920 cmm. Gegenüber dem früheren Zustand hatten sie sich also nicht unwesentlich vergrößert. Auch im Schnitt zeigten sie ganz anderes Verhalten als früher

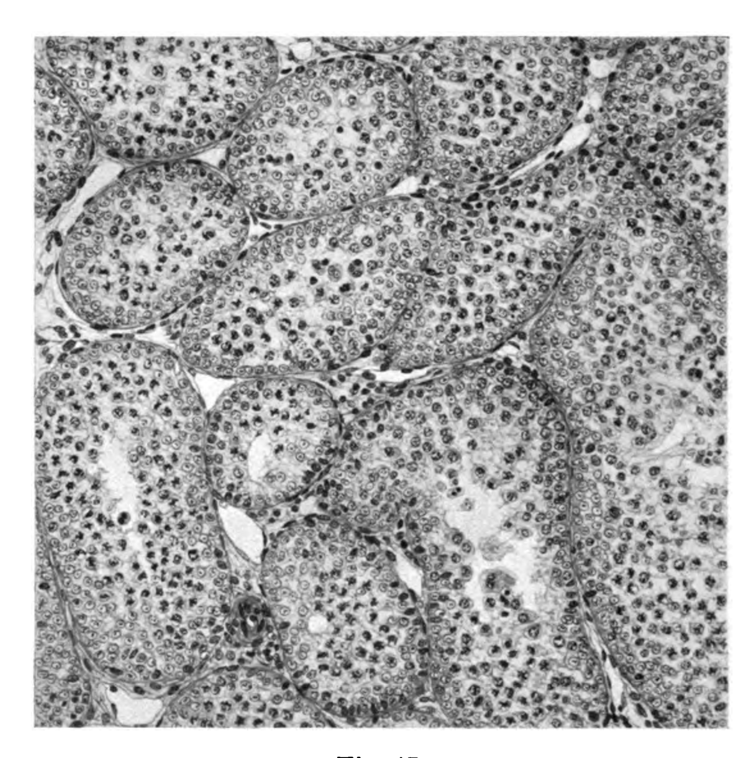


Fig. 47.
Schnitt durch den rechten Hoden eines 9 Monate alten Hahnes der 6 Monate lang im Dunkelkäfig gehalten worden war. Fixierung usw. wie bei Fig. 38.

(Fig. 47). Der Durchmesser der Kanälchen beträgt jetzt 70—100 μ, auch hier ist also eine Zunahme zu erkennen. Die Eigenhaut ist zart und dünn, im Inneren findet sich eine zwei- bis dreifache Lage der Ursamenzellen, unter ihnen zahlreiche Teilungen, dann folgen massenhaft Spermatozyten in allen Zuständen des Wachstums und der Vorbereitung auf die erste Reifeteilung. Diese selbst trifft man nur ganz selten an, desgleichen findet man äußerst wenig zweite Teilungen, ebenso begegnet man nur ganz vereinzelten Präspermatiden; Spermatiden und Samenfäden sind nirgends zu erkennen, dagegen sieht man recht häufig große,

abgestoßene und zugrunde gehende Zellen aller Art. An vielen Stellen ist überhaupt kein Hohlraum in den Kanälchen zu erkennen, das ganze Innere ist dort ausgefüllt von sich lebhaft teilenden und wachsenden Spermatozyten. An anderen Stellen ist ein kleiner Hohlraum nachzuweisen, der dann fast stets die schon erwähnten abgestoßenen und zugrunde gehenden Zellen birgt.

Das Zwischengewebe ist jetzt sehr blutgefäßreich und in geringerer Menge vorhanden als früher, der Bau seiner Zellen wird weiter unten noch ausführlich geschildert. Bei entsprechender Behandlung zeigt sich, daß sowohl im Zwischengewebe als auch im Inneren der Kanälchen nur sehr wenig Lipoide vorhanden sind. Ihre Menge ist sehr stark zurückgegangen.

Die Hoden der Kummerhähne unterscheiden sich jetzt also nicht mehr sehr wesentlich von denen eines etwa 4 Monate alten Tieres, nur finden in ihnen auffallend viele Rückbildungsvorgänge statt. Jedenfalls ist die Samenbildung jetzt viel lebhafter als bei den oben geschilderten Hellkäfighähnen 3 Monate vorher. Bezeichnend ist auch hier wieder, daß gleichzeitig mit dem Beginn der Samenbildung das Zwischengewebe an Menge zurücktritt und das ganze in ihm gespeicherte Fett abgibt. Der Erfolg am übrigen Körper ist nicht sehr sinnfällig, mit Ausnahme des Gewichtsverlustes, der in den letzten Wochen eintrat, den ich nur auf die Wirkung der Hoden zurückführen kann und mit Ausnahme eines etwas stärkeren Sporen- und Kammwachstumes kann man an dem Verhalten dieser Kummerhähne keinen besonderen Einfluß von seiten der Hoden feststellen. Der Gewichtsverlust steht ganz im Einklang mit der Tatsache, die ich an den Gänsen ermittelte, daß in der Vorbrunst eine Gewichtsabnahme eintritt, vorausgesetzt, daß die Geschlechtsreife erst stattfindet, wenn das Tier sein Körperwachstum schon beendet hat.

Zum Vergleich mit den zuletzt geschilderten Hähnen beschreibe ich zunächst das Verhalten der Prüftiere, die auf dem Hofe zusammen mit Hennen gehalten wurden. Sie zeigten vollentwickelten Kamm und Bartlappen, das Gefieder war in der gewohnten Weise ausgebildet. Am 29. XII. betrug das Gewicht 1420 bzw. 1380 g, Fig. 48 zeigt weit besser als jede Beschreibung ein solches Prachttier, mit dem dunkelroten, prallstehenden Kamm, den großen Kinnlappen, dem mächtig entwickelten, stolz getragenen Schwanz und den gut ausgebildeten Sporen. Diese sind 22 mm lang. Man vergleiche dieses Bild mit dem bei genau gleicher Verkleinerung wiedergegebenen des Kummerhahnes (Fig. 49) und wird den Unterschied deutlich erkennen.

Die am 29. XII. geschlachteten Prüfhähne zeigen sehr gut ausgebildete Muskulatur und wenig Fett. Die Hoden messen rechts 40 : 18 mm,

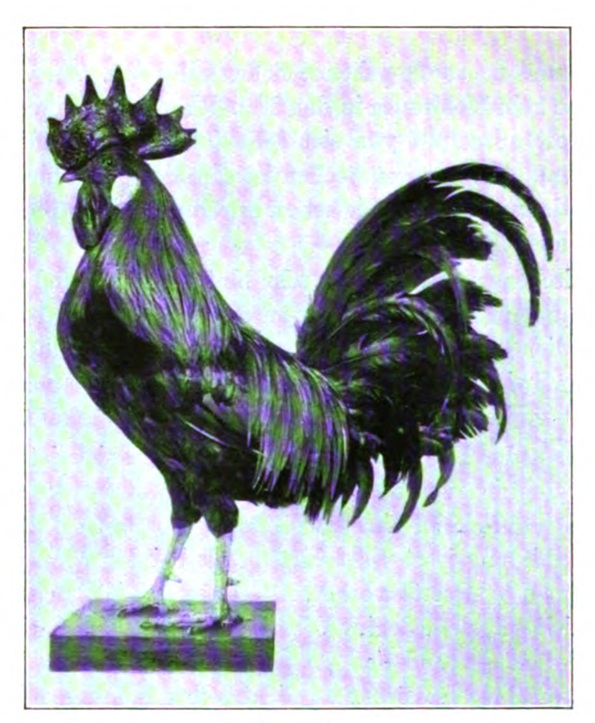


Fig. 48.
9 Monate alter, auf dem Hofe gehaltener Prüfhahn.



Fig. 49.
Dunkelkäfighahn 6 Monate lang im Dunkelkäfig gehalten. Die drei in Fig. 48, 49 und 50 abgebildeten Hähne stammen vom gleichen Gelege und sind bei genau gleicher Verkleinerung abgebildet.

links 45 : 19 mm, der Rauminhalt beträgt rechts 6780 cmm, links 8490 cmm, sie sind demnach auch jetzt mehr als zehnmal so groß, wie die Hoden der obenbeschriebenen Kummerhähne. Im Schnitt zeigen sie das gewöhnliche Bild, die Kanälchen sind etwa 300 μ weit, die Samenbildung ist sehr lebhaft, überall erkennt man große Mengen büschelförmig angeordneter Samenfäden, die mit ihren Schwänzen in die weiten Kanälchenhohlräume ragen. Wie stets in solchen Fällen, ist nur wenig Zwischengewebe vorhanden, das Zwischengewebe ist sehr reich



Fig. 50.
Hellkäfighahn, 9 Monate alt, 6 Monate im hellen Käfig gehalten.

an Blutgefäßen, seine einzelnen Zellen werden unten noch eingehend beschrieben, sie sind jedoch meistens spindelförmig und enthalten nur wenig osmierbare Körner. Im Gegensatz dazu finden sich im Innern der Kanälchen zahlreiche Lipoidtropfen. Das Bild ist genau das gleiche wie es auf Taf. 5, Abb. 1 und Fig. 38 dargestellt ist.

Zum Schluß seien noch die Hähne beschrieben, die im hellen Käfig gehalten und gut gefüttert wurden. Sie sind im ganzen ruhiger als die auf dem Hofe gehaltenen Tiere, sie krähen fleißig, raufen auch manchmal miteinander, im großen und ganzen aber vertragen sie sich gut. Kamm und Kinnlappen sind dunkelrot, gut ausgebildet und fast ebenso groß

wie bei den Prüftieren, doch stehen die Kämme nicht so gleichmäßig wie bei diesen, sondern fallen etwas um. Wohl auch ein Beweis ihrer schlechteren Entwicklung (Fig. 50). Im Gegensatz dazu sind die Sporen bei den Hellkäfighähnen durchweg länger, sie messen im Mittel 28 mm, gegenüber von 22 mm bei den Prüftieren, der Unterschied beträgt etwa 27 %. Das Gefieder unterscheidet sich nur wenig von dem der Prüftiere, es zeigt die nämliche gute Ausbildung, nur vereinzelte Federn sind von einem Häutchen überzogen, ähnlich wie bei den Dunkelkäfighähnen.

Die auffallendste Erscheinung ist die Haltung der Tiere. Die Hellkäfighähne tragen den Schwanz nämlich nicht steil, wie die Prüftiere, sondern flach, langgestreckt. Dadurch erscheint der ganze Körper besonders schlank und erinnert in seiner Haltung etwas an diejenige eines Kapaunen. Die Federn werden im ganzen sehr eng angelegt getragen, wodurch der Eindruck des schlanken noch erhöht wird. Trotzdem ist das Gewicht der Hähne, wie schon erwähnt, etwas höher, als bei den freigehaltenen, es beträgt im Durchschnitt 1525 g (1500, 1550, 1580, 1470 g), gegenüber von 1400 g bei den Prüftieren, ist also um 9 % höher als bei diesen.

Die Muskulatur ist kräftig und gut ausgebildet, unter der Haut und im Gekröse findet sich etwas Fett. Die Hoden verhalten sich bei allen Tieren ganz gleich, weshalb ich auch hier wieder nur den Befund an einem Hahn zu schildern habe. Hinsichtlich ihrer Größe unterscheiden sie sich nicht wesentlich von denen der Prüftiere, die größten Maße sind rechts 41 : 18 mm, links 42 : 18 mm, der Inhalt beträgt rechts 6950, links 7150 cmm.

Im Schnitt halten die einzelnen Kanälchen etwa 200 μ im Durchmesser, sie sind also eng, die Samenbildung ist voll im Gang, doch finden sich weniger Mitosen als in den Hoden der Prüftiere. Es wird also offenbar weniger Samen gebildet. In den Kanälchen ist fast nirgends ein Hohlraum zu erkennen, sie enthalten reichlich Samenfäden, die zum großen Teil abgestoßen im Inneren der Kanälchen liegen. Stärkere Rückbildungsvorgänge sind auch hier nirgends zu beobachten, man findet nur, wie ja meistens, vereinzelte abgestoßene, zugrundegehende Zellen. Das Zwischengewebe ist in reichlicherer Menge vorhanden als sonst im Hoden geschlechtsreifer Hähne und fällt ganz besonders durch seinen Reichtum an osmierbaren Körnern auf. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die Hoden dieser Hellkäfighähne ebenso sehr von denen der Prüftiere, wie durch die nur mit ganz kleinem Hohlraum ausgestatteten Kanälchen.

Während also die Hellkäfighähne hinsichtlich ihres Körperbaues etwas an das Verhalten von Kapaunen erinnern, ich verweise auf den

überhängenden Kamm, die großen Sporen, das größere Körpergewicht, die langgestreckte Haltung, unterscheiden sie sich hinsichtlich des Baues ihrer Hoden nur wenig von den Prüftieren. Die ermittelten Unterschiede beruhen sicher zum größten Teile darauf, daß die im Käfig gehaltenen Tiere keine Gelegenheit hatten, sich zu paaren, es lagen bei ihnen also in dieser Hinsicht ähnliche Verhältnisse vor wie bei Hähnen, die auf Höfen ohne Hennen gehalten werden. Damit erklärt sich vor allem die geringe Weite der Kanälchen und der enge, oft mit Samenfäden gefüllte Hohlraum. Auch die größere Menge des Zwischengewebes und vor allem sein starker Gehalt an Lipoiden erinnert an die Erscheinungen bei Hähnen, die fern von Hennen gehalten werden. Allerdings ist die Menge der Zwischenzellen bei meinen Versuchstieren noch größer als bei diesen.

Im großen und ganzen läßt sich sagen, daß durch den Aufenthalt in hellen Käfigen während der Wachstumszeit die Entwicklung der Hoden zunächst verzögert wird, sie verläuft schließlich aber in der gewohnten Weise. Die mangelnde Bewegung und die Unmöglichkeit, den Geschlechtstrieb zu befriedigen, verbunden mit der ausgiebigen Fütterung, bewirken hier etwas stärkere Fettansammlung. Vielleicht ist auf die mangelhafte Bewegung auch die bezeichnende Körperhaltung der Käfighähne zurückzuführen. Es sei aber noch besonders erwähnt, daß die Käfige etwa 1,20 m hoch waren, die gedrungene Körperhaltung konnte also in keiner Weise mechanisch bedingt sein.

Wenn ich die Ergebnisse aller dieser Versuche zusammenfasse, so läßt sich sagen, daß beim Hahn während der Entwicklungszeit durch den Aufenthalt im Käfig zunächst das Allgemeinbefinden beeinträchtigt wird und zwar um so stärker, je ungünstiger die Bedingungen sind, unter denen er gehalten wird. Im Dunkelkäfig entwickeln sich nur Kümmertiere, die ein traurig elendes Dasein fristen. Die Hähne bleiben klein, mager, das Gefieder entwickelt sich schlecht, Kamm und Kinnlappen wachsen nur wenig, sie werden nicht größer als bei den Hennen und sind blaß und blutleer. Im Anfang der Zeit sind die Hoden deutlich geschädigt, die Samenbildung, die bei Beginn des Versuches schon begonnen hatte, kommt ganz zum Stillstand. Später jedoch, offenbar nachdem der Körper sein Wachstum beendet hat, beginnt die Samenbildung wieder, allerdings nicht so heftig wie sonst. Sie löst aber am übrigen Körper keine entsprechenden Erscheinungen aus, da dieser offenbar zu stark geschädigt wird.

Auch bei den im hellen Käfig gehaltenen Hähnen läßt sich anfangs eine deutliche Schädigung der Samenbildung nachweisen, ich verweise

nur auf Fig. 43 und 44, die den Unterschied klar erkennen lassen. Vor allem zeigen bei diesen Hähnen die zahlreichen abgestoßenen, im Hohlraum der Kanälchen gelegenen Zellen, daß die Samenbildung nicht nur gehemmt, sondern tatsächlich geschädigt ist. Auch hier erkennen wir wieder, daß die Schädigung um so deutlicher wird, je weiter die Samenbildungszellen in der Entwicklung fortgeschritten sind. Später, wenn das Wachstum der Hähne beendet ist, und sich die Tiere offenkundig an das Käfigleben angepaßt haben, verhalten sich die Hoden bei ihnen, wie gewöhnlich, sie machen die normale Entwicklung durch, die Hähne werden geschlechtsreif und können sich, mit Hennen zusammengehalten, auch fortpflanzen.

Die Schädigung der Keimzellen durch das Käfigleben macht sich bei diesen Hähnen, die im hellen Käfig gehalten werden, also nur in der Zeit der Entwicklung, oder besser gesagt, des Körperwachstums geltend. Ist dieses beendet, dann entwickeln sich sowohl bei den im hellen Käfig gehaltenen, als auch bei denen, die im dunklen Käfig gehalten werden, die Keimdrüsen in der gewohnten Weise. Bei den Dunkelkäfighähnen kam es in meinen Versuchen allerdings niemals zur Samenbildung, vielleicht nur deshalb, weil ich die Tiere nicht lang genug am Leben erhielt.

f) Die Zwischenzellen.

α) Die gewöhnlichen Veränderungen im Verlauf der Entwicklungsvorgänge.

Bevor ich versuche, die im Vorhergehenden mitgeteilten Ergebnisse zu deuten, will ich auch hier das Verhalten der Zwischenzellen nochmals beschreiben, um Rückschlüsse auf ihre Bedeutung ziehen zu können. Vorher muß ich jedoch ganz kurz auf die Unterschiede hinweisen, die zwischen Hahn und Henne einerseits, zwischen Henne und Kapaun andererseits bestehen, denn nur auf Grund ihrer Kenntnis ist es möglich, ein Urteil über die Bedeutung der Zwischenzellen zu fällen.

Die äußerlich erkennbaren Unterschiede zwischen Hahn und Henne sind bei den einzelnen Rassen recht verschieden ausgebildet. Im allgemeinen läßt sich aber sagen, daß der Hahn größer ist, sein Gefieder ist in bestimmter Weise entwickelt, im Bereiche des Halses, des Rückens und besonders im Bereiche des Schwanzes sind die Federn länger und anders gestaltet, vor allem aber ist bei den meisten Rassen der Kamm, die Kinnlappen und die Sporen beim Hahn weit besser ausgebildet. Auch die weißen Ohrenflecke sind bei ihnen gewöhnlich größer. Daß es hier Ausnahmen gibt, z. B. Rassen, bei denen die Hähne vollkommen das

Gefieder der Hennen zeigen (Silberbantams), sei hier nur erwähnt. Zu meinen Versuchen verwendete ich rebhuhnfarbige Italiener und Lachshühner, besonders die zuerst genannten zeigen sehr deutliche Geschlechtsunterschiede, bei ihnen sind die Hennen braun, besitzen aber großen, überfallenden Kamm und gut ausgebildete Kinnlappen. Bei den Hähnen ist das Gefieder am Körper dunkelbraunschwarz, am Hals und am Rücken mehr gelblich, der Schwanz ist sehr stark ausgebildet, blauschwarz. Der zackige Kamm steht aufrecht, die Kinnlappen sind sehr lang, die Sporen gut ausgebildet und beim zweijährigen Hahn 20—25 mm lang.

Die Unterschiede zwischen Hähnen und Kapaunen sind zuerst von SELLHEIM (1898) eingehender geschildert worden. Nach seinen Angaben ist beim Kapaun Kamm und Bartlappen klein, blasser rot und schlaff. Desgleichen sind die Ohrenscheiben klein. Die Sporen entwickeln sich bei beiden in gleicher Weise, ja sogar beim Kapaun etwas stärker als beim Hahn. Das Federkleid entwickelt sich lebhafter, die ganze Erscheinung wird gedrungener. Die Stimme des Kapaunen ist höher als die des Hahnes, was im besonderen Bau des Kehlkopfes begründet ist.

Gerade zu der Stimme des Kapaunen möchte ich noch einige Worte bemerken. Wir dürfen das Krähen ja dem Gesang vieler anderer Vögel gegenüber stellen. Von manchen Forschern wird ja die Stimmäußerung der Vögel als reine Äußerung der Geschlechtstätigkeit hingestellt. BÖKER (1923) hat nun sehr schön zeigen können, daß der Gesang einiger Vogelarten, so besonders der des Buchfinken ganz unabhängig ist von dem Entwicklungszustand der Hoden. Die Buchfinken, deren Ruf sich dem Hahnenschrei gut gegenüber stellen läßt, schlagen sowohl im Frühjahr, wenn die Hoden voll entwickelt sind, als auch im Herbst, wenn die Hoden klein sind. BÖKER zieht daraus den richtigen Schluß, daß dieser Ruf nicht von der Hodentätigkeit abhängt. GRÖPPELS (1925) seinerseits greift die Anschauungen BÖKERS an, mit dem Hinweis darauf, daß BÖKER ja nur gezeigt hätte, daß der Gesang unabhängig sei von irgendwelchen Zuständen der Samenbildungszellen. Er sei aber den Beweis schuldig geblieben, daß das gleiche für die Zwischenzellen zuträfe. In seinen Anschauungen stützt sich GRÖPPELS einzig und allein auf die kurze vorläufige Mitteilung von BENOIT (1922). Er übersieht dabei aber vollkommen, daß gerade die Zwischenzellen ihrerseits im Verlaufe eines Jahres auch sehr große Veränderungen durchmachen. Wenn demnach ein Vogel während des ganzen Jahres singt — dies tun bekanntlich nicht alle Arten —, dann ist damit überhaupt bewiesen, daß der Gesang unabhängig von jedem Zustand der Hoden ist, aber es ist

noch nicht gezeigt, daß die Hoden überhaupt keinen Einfluß auf den Gesang ausüben. Dies läßt sich nur dartun, wenn man die Hoden aus dem Körper entfernt, und da bilden die Kapaune ein sehr schönes Beispiel.

Ich will hier noch nicht näher auf diese Tatsachen eingehen, zwei Hinweise genügen. Schon SELLHEIM gibt an, daß Kapaune im Frühjahr manchmal krähen. Ich selbst habe dies bei einem meiner Tiere beobachten können und bei ihm nachträglich durch die Sektion festgestellt, daß die Keimdrüsen restlos entfernt waren. Damit ist der unwiderlegliche Beweis gebracht, daß, vorsichtig ausgedrückt, der Gesang der Hähne unabhängig von den Keimdrüsen ist[1]. Wenn die Stimme der Hähne tiefer ist als die der Kapaunen, so rührt dies daher, weil der Kehlkopf bei den Kapaunen so sehr viel kleiner ist. Wenn des weiteren häufig die Angabe gemacht wird, Kapaunen seien stumm, so ist dies lediglich auf den Umstand zurückzuführen, daß die Tiere entweder schlecht beobachtet, oder aber zu bald nach der Operation verspeist wurden. Es liegt ja im allgemeinen nicht im Sinne des Geflügelzüchters, einen Kapaun mehrere Jahre hindurch zu beobachten. Unmittelbar nach der Operation sind die Kapaune zunächst stumm, sie beginnen gewöhnlich erst im Frühjahr zu krähen. Diese Andeutungen mögen zunächst genügen.

Die besondere Entwicklung des Hahnes findet zweifellos unter dem Einfluß der inkretorischen Hodentätigkeit statt, dies beweist sehr deutlich die Tatsache, daß sich die Tiere nach Entfernung der Hoden eben nicht zum Hahn, sondern zum Kapaunen ausbilden. BENOIT (1924) hat auch dargetan, daß bei der von ihm untersuchten Rasse das Wachstum des Kammes schon in der ersten Zeit nach dem Ausschlüpfen von dem Einfluß der Keimdrüsen geregelt wird. Beim Haushahn haben wir also eine recht günstige Gelegenheit, den Einfluß der inkretorischen Hodentätigkeit zu beobachten.

Die ersten Zeichen der erwachenden Männlichkeit äußern sich bei den jungen Hähnchen gewöhnlich im Alter von 6—8 Wochen in einem stärkeren Wachstum des Kammes und in größerer Rauflust. Die Hoden sind dann noch sehr klein, etwa 6 mm lang und 2—3 mm dick, die Kanälchen sind eng, nur von ein bis zwei Lagen unentwickelter Ursamenzellen ausgekleidet, Teilungen in ihnen sind selten.

---

[1] Im Herbst 1925 verschnitt ich weitere 8 Hähne, zum Teil noch bevor sie geschlechtsreif waren. Von diesen Kapaunen krähen im November 5 Stück regelmäßig jeden Morgen. Die nämliche Beobachtung machte auch Herr Pastor KLEINSCHMIDT in diesem Jahre an 3 Kapaunen, die er frei auf dem Geflügelhof hält.

Das Zwischengewebe ist gewöhnlich in relativ großer Menge vorhanden, wir finden hier die gleichen Erscheinungen wie bei den meisten anderen Tierarten, daß nämlich im jugendlichen, unentwickelten Hoden im Verhältnis zu den Kanälchen sehr große Mengen von Zwischengewebe nachgewiesen werden können. Dies läßt sich auch bei ganz jungen Hähnen von der Zeit nach dem Ausschlüpfen an dartun. Das Zwischengewebe

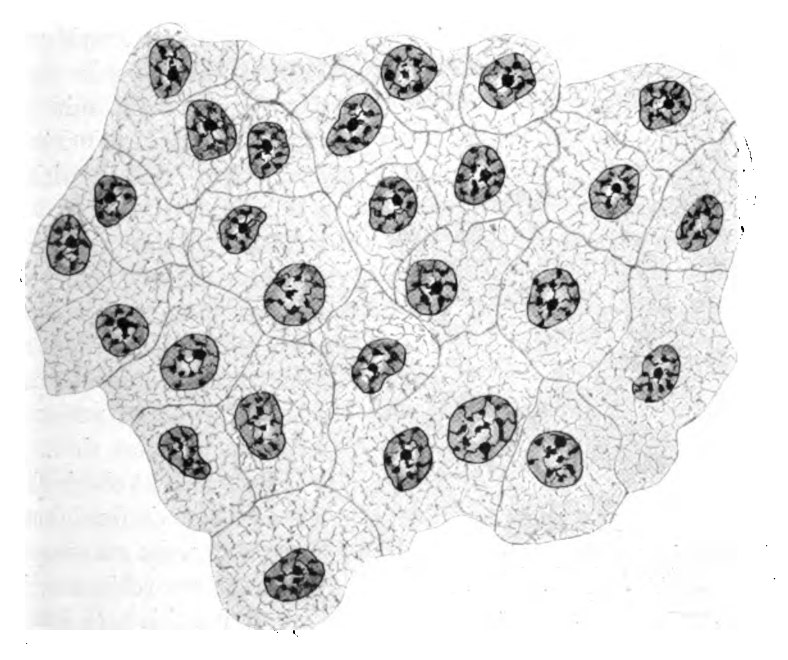


Fig. 51.

Zwischengewebe aus dem rechten Hoden eines 8 Wochen alten Hähnchens, das noch nicht kräht, bei dem aber der Kamm schon stärker zu wachsen beginnt. Sublimateisessig, Paraffin 5 μ, Hämatoxylin-HEIDENHAIN, Chromotrop 2 R. Vergrößerung: Zeiß Hom. Imm. 1,5 mm Num. Ap. 1,30 Komp. Ok. 15fach; beim Druck auf 4/5 verkleinert, so daß die Vergrößerung jetzt etwa 1450fach ist.

zeigt im ganzen gleichmäßigen Bau, es ist reich an Blutgefäßen und besteht fast ausschließlich aus Gebilden, wie sie in Fig. 51 wiedergegeben sind. Die einzelnen Zellen sind untereinander ziemlich gleich groß, sie halten 10—15 μ im Durchmesser, der Plasmaleib ist gleichmäßig, netzig-schaumig gebaut und vollkommen durchsetzt von größeren und kleineren, mit Sudan III färbbaren Tropfen. Hie und da ist die von einem dunkleren Hofe umgebene Sphäre zu erkennen. Auch die Kerne, von denen gewöhnlich einer, selten zwei oder drei, in einem sehr deutlich abgegrenzten Plasmaleib liegen, sind im großen und ganzen gleich gebaut,

die meisten von ihnen sind annähernd kugelig gestaltet und haben einen Durchmesser von 4—5 μ. Sie erscheinen jedoch fast niemals vollkommen kreisrund, sondern ihre Oberfläche ist unregelmäßig höckerig, zum Teil leicht ausgebuchtet, niemals jedoch gelappt oder stärker gekerbt. Einige der Kerne sind lappig, gespalten, Teilungen konnte ich nicht beobachten, ich fand auch nur ganz selten Bilder, welche eine direkte Vermehrung wahrscheinlich machen, es sei denn, daß man die zwei und mehrkernigen Zellen als Ausdruck einer solchen Erscheinung auffassen wollte. Dazu liegt meiner Ansicht nach kein Grund vor. Das Kernhäutchen ist überall sehr deutlich, das Gerüst derb, mit groben Chromatinschollen. Echte Kernkörperchen finden sich nur selten. Das Gerüst zeigt netzigen Bau und eigentlich nirgends die bezeichnende radspeichenförmige Anordnung, wie wir sie sonst gewöhnlich bei gut ausgebildeten, vollentwickelten Zwischenzellen (den Leydigschen) zu sehen gewohnt sind.



Fig. 52.
Zwischengewebe aus dem rechten Hoden eines 3 Monate alten, lebhaft krähenden Hahnes, dessen Kamm schon ziemlich groß ist. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 51.

Demnach ist also im Hoden des jungen Hähnchens das Zwischengewebe gut ausgebildet und zwar am schönsten in der Zeit, in der sich noch kaum der Einfluß einer inkretorischen Tätigkeit am Gesamtkörper geltend macht. Ein solcher tritt erst deutlich in Erscheinung, wenn in den Hodenkanälchen die Zellen sich stärker vermehren, wenn also die Samenbildung beginnt. Dann erweitern sich die Kanälchen als Folge der starken Zellvermehrung und im Anschlusse daran vergrößern sich die Hoden sehr rasch.

Bei einem 3 Monate alten Hähnchen messen sie etwa 12 : 7 mm, die Kanälchen sind jetzt wesentlich weiter, ein Hohlraum ist in ihnen nicht mehr zu erkennen, die stark vermehrten Samenbildungszellen füllen ihn ganz aus, die Wandbekleidung besteht aus mehreren Lagen von Spermatogonien, unter denen sich viele teilen, daneben finden sich auch schon Spermatozyten in allen Zuständen des Wachstums.

Im Gegensatz zu dieser Vermehrung der Samenbildungszellen ist die Menge der Zwischenzellen ganz zurückgetreten. Das Zwischengewebe

macht nur mehr einen ganz kleinen Teil der Hodenmasse aus, es ist reich an Blutgefäßen (Fig. 52). Größere Mengen von Zwischenzellen findet man jetzt nur noch an den kleinen Zwickeln, die zwischen mehreren Kanälchen ausgespart sind. Sie zeigen zum Teil noch die gleiche Form und den gleichen Bau wie früher, halten einen Durchmesser von 10—15 μ, bei 4—5 μ Kerngröße. Der Bau des Plasma hat sich nicht verändert, es ist nach wie vor mit osmierbaren Körnern vollgestopft. Auch die Kerne zeigen im großen und ganzen noch den gleichen Bau, ihr Häutchen ist fein, das Gerüst zarter als früher, das Chromatin erscheint vermindert, manchmal findet sich ein echtes Kernkörperchen. Die meisten der Kerne sind ganz unregelmäßig gestaltet, ihre Oberfläche ist rauh, höckerig, der Kern auch vielfach eingekerbt oder ausgebuchtet, bald mehr kugelförmig gestaltet, bald mehr in die Länge gezogen. Um Einflüsse der Behandlung kann es sich dabei nicht handeln, dies lehrt der Bau der Zellen innerhalb der Kanälchen, welche die gewöhnliche Form zeigen. Daneben finden sich jetzt aber auch sehr viele kleine Kerne, die meist länglichwalzenförmig gestaltet sind und bei 4—5 μ Länge nur 1,5—2 μ, manchmal auch noch weniger in der Dicke messen. Ihr Gerüst ist sehr derb, mit sehr groben Chromatinschollen, niemals enthalten sie echte Kernkörperchen. Meist liegen sie in größeren Gruppen von 3—10 Stück, oder noch mehr, zusammen in einer gemeinsamen Plasmamasse, die nur wenig Lipoide enthält.

Die Gesamtmenge des Zwischengewebes in den einzelnen Hoden habe ich nicht bestimmt, da es ein schlechter Spaß ist, das gegenseitige Mengenverhältnis bei den geschlechtsreifen Hähnen zu ermitteln, bei denen die Hoden oft 5 : 3 cm messen. Es wäre doch nötig, hier mindestens vier Schnitte aus jedem Hoden vollständig durchzuzeichnen, bei hundertfacher Vergrößerung hätte der einzelne Schnitt einen Durchmesser von 3 m. Trotzdem halte ich mich für berechtigt, auf Grund meiner früheren Erfahrungen, die Menge der beiden Gewebsanteile wenigstens einigermaßen abzuschätzen, indem man das Verhältnis in einigen Schnitten bestimmt und dann, dies ist die Hauptsache, in Beziehung zur Gesamthodengröße setzt. Dann läßt sich sagen, daß beim 3 Monate alten Hähnchen die Keimzellen sehr stark vermehrt sind, sie sind auch hier der Hauptgrund für die starke Vergrößerung der Hoden, das Zwischengewebe dagegen hat sich wenig oder gar nicht vermehrt. Seine früher relativ großen Massen sind auch beim Hahn durch die sich entwickelnden Kanälchen auseinander gedrängt worden.

Berücksichtigt man, daß mit der Vermehrung der Keimzellen auch beim Hahn sich alle die Merkmale ausbilden, deren Entwicklung von der

inkretorischen Hodentätigkeit abhängt, so vor allen Dingen in den ersten Monaten das starke Wachstum von Kamm und Kinnlappen, so ist auch hier der Schluß unabweisbar, daß das geschlechtsspezifische Inkret von den Keimzellen selbst und nicht von den Zwischenzellen abgesondert wird.

Die Hodenentwicklung geht dann in der angedeuteten Richtung weiter und gleichzeitig bildet sich auch der Körper des Hahnes in entsprechender Weise aus. Bei einem 6 Monate alten Tier, das sich mitten in der Mauser befindet, großen Kamm und lange Kinnlappen besitzt, und schon längere Zeit regelmäßig tritt, sind die Hoden etwa 23 : 12 mm groß, sie haben an Masse im Vergleich zu früher also sehr erheblich zugenommen. Dies ist in der Hauptsache in der starken Vermehrung der Samenzellen begründet, als deren Folge die Kanälchen viel weiter ge-

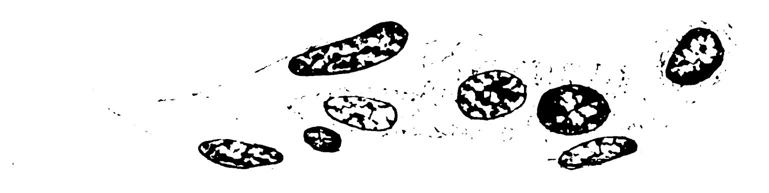


Fig. 53.
Zwischenzellen aus dem rechten Hoden eines 6 Monate alten, geschlechtstüchtigen Hahnes. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 51.

worden sind und offenbar auch stark in die Länge wachsen. Sie haben jetzt bis zu 200 μ im Durchmesser und zeigen das bezeichnende, schon oben geschilderte Verhalten, allenthalben auch schon reife Samenfäden.

Im Gegensatz dazu tritt das Zwischengewebe jetzt ganz zurück, es besteht in der Hauptsache aus Blutgefäßen, denen vereinzelte Zellgruppen, besonders an den bekannten Stellen angelagert sind. Überall finden sich auch der Kanälchenwandung angepreßt lange, spindelige Zellen mit elliptischen Kernen, die 6—8 μ lang und 2—3 μ dick sind, neben ihnen kommen auch wesentlich größere zur Beobachtung (Fig. 53). Der langgestreckte Leib dieser Zellen ist nach wie vor schaumig gebaut, er enthält Lipoidtropfen, allerdings nur in geringer Zahl. Ganz selten finden sich auch noch andere Zellen, die rund, oval oder vielkantig bis zu 15 μ Durchmesser und darüber halten können. Der Plasmaleib ist bei ihnen feinschaumig, netzig gebaut und auch er birgt nur sehr kleine mit Sudan III färbbare Körnchen, die ihn aber niemals vollkommen ausfüllen. Die Kerne sind rund bis oval, sie halten etwa 5 μ im Durchmesser, das Häutchen ist fein, das Gerüst zart, echte Kernkörperchen finden sich nur selten, häufiger lassen sich grobe Chromatinschollen nachweisen.

Die Gesamtmenge der Keimzellen ist jetzt also sehr stark vermehrt, diejenige der Zwischenzellen dagegen weniger, vielleicht auch gar nicht. Die einzelnen Zwischenzellen sind dabei durch die sich ausbreitenden Kanälchen nicht nur auseinander gedrängt worden, sondern sie haben sich auch nicht unwesentlich verkleinert, wie ein Vergleich der Fig. 51 und 52 mit Fig. 53 deutlich lehrt. Da in diesem Zeitpunkt die Ausbildung der bezeichnenden männlichen Merkmale noch fortschreitet, so zeigt auch dieser Befund wieder die hohe Bedeutung der Keimzellen in ihrem Einfluß auf den Körper.

Bei einem 9 Monate alten Hahn, dem gleichen, den Fig. 48 darstellt, bei dem alle Merkmale der Männlichkeit vollkommen, und zwar sehr stark ausgebildet sind, sind die Hoden sehr groß, die Maße sind oben auf S. 569 angegeben. Die Kanälchen sind etwa 300 μ weit, die Samenbildung ist äußerst lebhaft. Im Gegensatz dazu findet sich nur ganz wenig Zwischengewebe, die Spalten zwischen den einzelnen Kanälchen sind sehr reich an Blutgefäßen, in deren Umgebung liegen hauptsächlich länglich-spindelige Zellen, die zum Teil ganz ähnlichen Bau zeigen, wie die Zellen der Eigenhaut. Der schmale Plasmaleib ist mit Lipoiden angefüllt und läßt sich meist scharf abgrenzen. Vollentwickelte Zwischenzellen findet man aber so gut wie gar nicht, nur bei ganz langem Suchen stößt man hie und da auf Gebilde, wie sie Fig. 54 darstellt, längliche Zellen von 6—7 μ Ausdehnung, deren Hauptmasse der große Kern bildet; er ist eiförmig, etwa 4—6 μ groß, besitzt er ein feines Häutchen und ganz feines Gerüst, das radspeichenförmig angeordnet ist. In der Mitte liegt ein echtes Kernkörperchen, der schmale Plasmaleib ist schaumig gebaut, er enthält nur wenig Lipoide. Mit Rücksicht auf die Befunde von BENOIT möchte ich besonders betonen, daß in den Hoden solcher Hähne ungemein wenig fuchsinophile Körnchen und andere Zelleinschlüsse vorhanden sind, Auch bei diesem Hahn enthält das Zwischengewebe, ganz unabhängig von der Form seiner Zellen, reichlich Sudan III färbbare Körner, im Vergleich zu den jetzt mächtig ausgebildeten Hodenkanälchen ist es nur in ganz verschwindender Menge vorhanden, wenngleich seine Gesamtmasse, verglichen mit der im Hoden eines jungen 2 Monate alten Hähnchens sicherlich vermehrt ist. Daß sich auch hier wieder sein Verhalten in keine Beziehungen zu den vom Hoden abgesonderten Inkreten bringen läßt, muß nicht mehr betont werden.



Fig. 54.
Zwischenzellen aus dem rechten Hoden eines 9 Monate alten, vollkommen entwickelten Hahnes, demjenigen den Fig. 48 darstellt. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 51.

Den eben geschilderten Bau behalten die Hoden nun während mehrerer Jahre, wenigstens bei denjenigen Hähnen, bei denen sie sich in der Mauser nicht zurückbilden. Je nach der schlechteren oder besseren Ernährung, auch sonstige Verschiedenheiten mögen dabei eine Rolle spielen, ist dann die Samenbildung besonders lebhaft oder weniger stark, das Zwischengewebe ist stärker oder schwächer mit Lipoiden angefüllt und dementsprechend verschieden ausgebildet. Damit in Zusammenhang unterliegt auch seine Menge in der gleichen Weise wie bei anderen Tieren gewissen Schwankungen. Ich will dies Verhalten hier zunächst nicht weiter schildern. Wohl aber muß ich das Zwischengewebe im Hoden eines Hahnes beschreiben, bei dem sich die Keimdrüsen in der

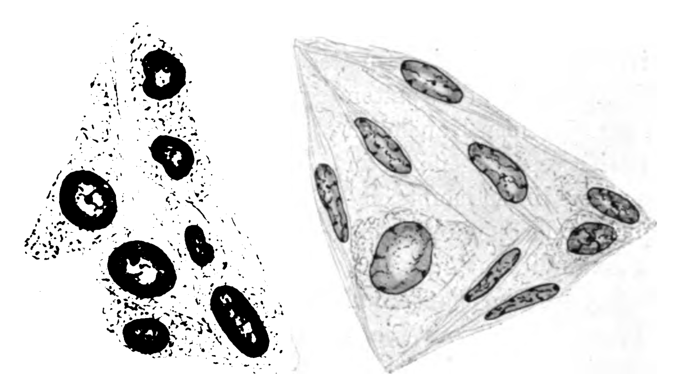


Fig. 55.
Zwischengewebe aus dem rechten Hoden eines Hahnes, der während der Mauser getötet wurde, die Samenbildung war in dieser Zeit nicht gestört. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 51.

Zeit der Mauser vollkommen auf den Ruhezustand zurückbilden und sein Verhalten mit dem in einem tätigen Mauserhoden vergleichen. Ich benütze dazu die beiden Tiere, die ich oben schon beschrieben habe, ihre Keimdrüsen sind in Fig. 39, 40 u. 41 abgebildet.

Bei dem Hahn, bei dem während des Federwechsels die Samenbildung nicht gestört ist, findet sich nur sehr wenig Zwischengewebe, größere Zellanhäufung nur an den Stellen, wo zwei oder mehrere Kanälchen zusammenstoßen. Es ist reich an weiten Blutgefäßen und besteht auch hier in der Hauptsache aus länglich spindeligen Zellen, die zum Teil sehr schmal sind. Ihr Kern ist walzenförmig, manchmal auch unregelmäßig gestaltet (Fig. 55), mit feinem Häutchen und sehr feinem netzigen Gerüst, der Saft ist klar, Kernkörperchen fehlen fast stets. Der Plasmaleib ist gestreift, er setzt sich deutlich von der Umgebung ab und enthält reichlich Lipoide. Die einzelnen Zellen dieser Form liegen

oft sehr locker, zwischen ihnen findet sich ein feines, netziges Gewebe und in diesem vereinzelte, kleinere oder größere Zellen. Zum Teil haben diese kaum 8 μ im Durchmesser, ihr Kern ist eiförmig, 4—6 μ lang und 2—3 μ dick, das Gerüst ist chromatinreich und deshalb sehr deutlich. Die ganze Zelle hält zum Teil bis zu 12 μ im Durchmesser. Die bläschenförmigen Kerne messen bis zu 6 μ, sie zeigen sehr feines Häutchen und ganz zartes Gerüst, aber niemals ein Kernkörperchen. Der Plasmaleib der verschiedenen Zellformen ist gleichmäßig schaumig gebaut und ganz ausgefüllt durch mit Sudan III färbbare Körner. An anderen Stellen liegen größere Mengen solcher Zellen in etwas größeren Gruppen zu-

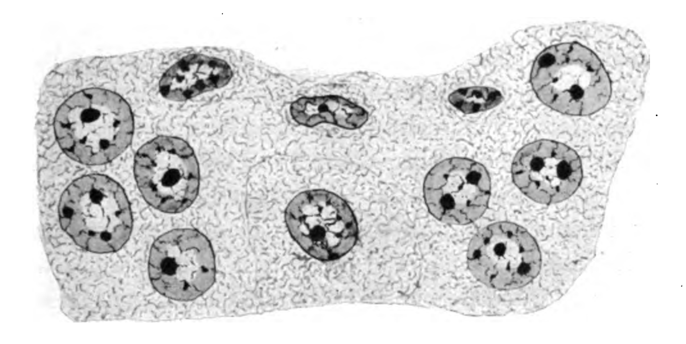


Fig. 56.
Zwischenzellen aus dem rechten Hoden eines Hahnes, der während der Mauser getötet wurde; die Samenbildung war bei ihm ganz zum Stillstand gekommen, die Kanälchen befanden sich im Ruhezustand. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 51.

sammen. Hie und da kann man unter ihnen dann auch solche Gebilde erkennen, in deren Kern das Chromatin annähernd radspeichenförmig angeordnet ist, manchmal findet sich dann auch ein echtes Kernkörperchen, so daß die Zellen einigermaßen dem gleichen, was gewöhnlich als »typische Leydigsche Zellen« geschildert wird. Im ganzen ist auch in diesem Hoden wenig Zwischengewebe vorhanden, wenngleich etwas mehr, als in den volltätigen Hoden außerhalb der Mauser.

Ein ganz anderes Bild bieten die Keimdrüsen bei den Hähnen, bei denen die Samenbildung in der Mauser zum Stillstand kommt, so wie dies wohl dem ursprünglichen Zustande entspricht. Ich verweise hier nochmals auf die drei Fig. 39, 40 und 41. In ihrer Größe entsprechen diese zurückgebildeten Mauserhoden vollkommen denen eines noch nicht geschlechtsreifen, etwa 3 Monate alten Hähnchens. Die Kanälchen zeigen das nämliche Bild wie bei diesem, sie sind eng, die Samenbildung ruht, es finden sich nur unentwickelte Zellen und sehr selten Teilungen. Wäh-

rend aber beim jungen Hahn sehr viel Zwischengewebe vorhanden ist, findet sich im zurückgebildeten Mauserhoden nur ganz wenig. Dies zeigt sehr deutlich die Fig. 41.

Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man aber zwischen den einzelnen Kanälchen, allerdings auch hier nur an den drei- und viereckigen Lücken, in der Umgebung der hier ziehenden Blutgefäße, Gruppen von Zwischenzellen, wie sie Fig. 56 darstellt. Sie zeigt eine kleine Gruppe von diesen Zellen. Die Mehrzahl der Kerne ist annähernd kugelförmig, sehr groß, sie haben einen Durchmesser von 5—$6^1/_2\,\mu$, das Häutchen ist fein, der Kernsaft hell, das Gerüst sehr zart und gewöhnlich radspeichenförmig angeordnet, größere Chromatinschollen findet man nur ganz selten. Dagegen birgt jeder Kern ein bis drei echte Körperchen. Hier zeigen also die meisten Kerne des Zwischengewebes den bezeichnenden Bau der vollausgebildeten Leydigschen Zelle. Daneben finden sich noch kleinere Kerne von meist länglicher Gestalt, sie haben zumeist viel derberes Gerüst mit groben Chromatinschollen, entbehren aber der echten Kernkörperchen. Im Plasma sind die Zellgrenzen nur sehr undeutlich zu erkennen, vielfach sieht man in ganz großen Abschnitten überhaupt keine Begrenzung und nur selten gelingt es, so wie in der der Zeichnung zugrundeliegenden Stelle eine Zelle ganz abzusondern. Ihre Größe beträgt dann etwa 12—18 μ, manchmal noch mehr. Das Plasma selbst zeigt den gewöhnlichen, netzig-wabigen Bau und ist auch hier mit osmierbaren Körnern gefüllt. In der gleichen Weise wie beim Winterhoden der Feldmaus, den ich im zweiten Teil dieser Untersuchungen geschildert habe, ist also auch im Ruhehoden des ausgewachsenen Haushahnes das Zwischengewebe nicht relativ vermehrt, es ist nicht mehr auf den Stand des jugendlichen Hodens zurückgekehrt, sondern es bildet sich in der gleichen Weise zurück wie die Kanälchen, seine einzelnen Zellen sind allerdings besonders groß und schön ausgebildet. Im Gegensatz dazu finden sich in den volltätigen Mauserhoden nur kleine Zwischenzellen, deren Leib allerdings auch Lipoide enthält. Ihre Gesamtmenge ist aber in dem nicht zurückgebildeten Hoden weit größer als in dem zurückgebildeten. Diese Unterschiede im Verhalten des Zwischengewebes treten allerdings nicht so deutlich in Erscheinung wie die Gegensätze im Verhalten der Keimzellen.

Vergleichen wir nun das Verhalten der beiden Tiere miteinander, so erkennen wir, daß bei den Hähnen, bei denen die Hoden sich während der Mauser nicht zurückbilden, auch Kamm und Bartlappen, desgleichen die Ohrflecke, ihre Größe und Farbe ganz gut behalten; die Hähne krähen weiter und paaren sich auch. Im Gegensatz dazu sieht man des

öfteren bei den Hähnen, bei denen die Samenbildung zum Stillstand kommt, während der Mauser Kamm und Kinnlappen kleiner, blaß und schlaff werden. Daß diese zuletzt besprochenen Hähne nicht treten, braucht nach dem Zustand der Hoden nicht besonders betont zu werden. Immerhin sind sie oft noch recht rauflustig, sie krähen, wenn auch seltener als sonst. Das Gefieder ist in beiden Fällen mehr oder weniger durch die Mauser in Anspruch genommen und dementsprechend leidet das Gesamtbild des Hahnes etwas. Es ist aber falsch, so wie CENI (1922) dies tut, hier von einem Annähern an den Kapaun zu reden. Jedenfalls zeigt aber gerade des Verhalten von Kamm und Bartlappen, also von denjenigen Merkmalen, die am deutlichsten auf die Anwesenheit und Tätigkeit der Hoden antworten, daß ihre Ausbildung und gute Entwicklung nicht mit einem bestimmten Zustand der Zwischenzellen in Verbindung zu bringen ist, wohl aber hängt sie von der Samenbildung ab. Dies geht besonders deutlich aus der Tatsache hervor, daß die Weichteile des Kopfes die frühere Größe, Farbe und pralle Beschaffenheit wieder annehmen, sobald nach Beendigung der Mauser die Samenbildung wieder beginnt[1].

β) Das Verhalten bei den Versuchstieren.

Zum Vergleich mit diesem gewöhnlichen Verhalten des Zwischengewebes seien jetzt auch noch die Veränderungen beschrieben, die ich bei meinen Versuchen an den Hähnen beobachten konnte, die in den Käfigen gehalten wurden. Nebenbei sei auch noch bemerkt, daß ich bei den geblendeten Hähnen keinerlei Beobachtungen an den Zwischenzellen wie an den Keimdrüsen überhaupt machen konnte, die irgendwelche andere Ergebnisse zeitigten als in anderen Versuchen. Bei entsprechender Versuchsanordnung, welche Fehlerquellen ausschließt, wird die Hodentätigkeit infolge der Blendung eben in keiner Weise beeinflußt, es stellen sich dann nur die Veränderungen ein, die man auch sonst bei Hähnen findet, die im Käfig gehalten, keine Gelegenheit haben, ihren regen Geschlechtstrieb zu befriedigen.

Bei solchen Hellkäfighähnen sehen wir ja zunächst, daß die Entwicklung der Hoden sich verzögert. Nach dreimonatlichem Aufenthalt im Käfig, bei 6 Monate alten Hähnen befinden sich die Hoden zum größten Teil noch im Ruhezustand, außerdem sind an ihnen Rück-

---

[1] Altersveränderungen an den Hoden der Haushähne habe ich nicht beobachtet, allerdings war der älteste von mir untersuchte Hahn nur 6 Jahre alt. Ich vermag nicht anzugeben, wie lange Haushähne leben und fruchtbar bleiben.

bildungserscheinungen zu erkennen. Nur in wenigen Kanälchenabschnitten beginnt eben wieder die Samenbildung. Solche Hoden enthalten nun im Vergleich zu gleichgroßen von freigehaltenen Hähnen verhältnismäßig sehr viel Zwischengewebe, das wie immer reich an Blutgefäßen ist. Die einzelnen Zwischenzellen zeigen ganz verschiedene Gestalt (Fig. 57), es finden sich große, spindelförmige Kerne, die 10 μ und darüber lang und 3—4 μ dick sind und zumeist feines Gerüst besitzen. Daneben erkennt man länglich ovale Kerne von 5—6 μ Länge und 4—5 μ Dicke, mit deutlichem Gerüst, dem sich vereinzelte, sehr grobe

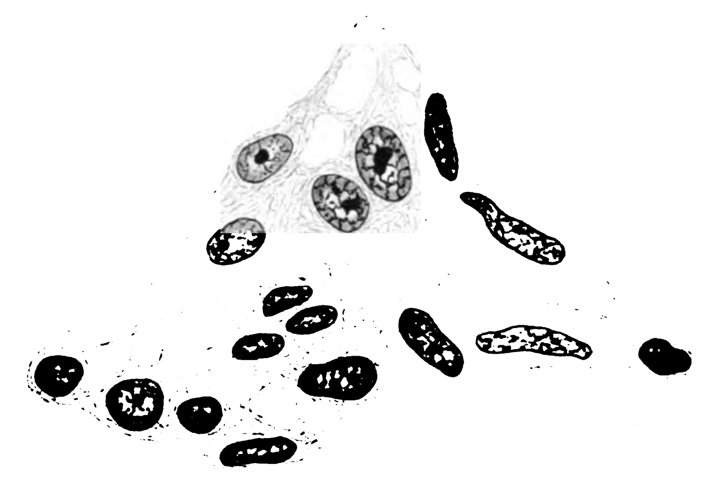


Fig. 57.
Zwischengewebe aus dem rechten Hoden eines 6 Monate alten Hahnes, der 3 Monate im hellen Käfig gehalten worden war. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 51.

Chromatinklumpen anlagern. Auch runde bis ovale, etwas kleinere bläschenförmige Kerne sind vorhanden, deren Häutchen ungemein zart ist. Im Inneren ist das feine Gerüst radspeichenförmig angeordnet, 1—3 echte Kernkörperchen sind meist zu erkennen. Andererseits findet man auch wieder kleinere Kerne, die bald länglich walzenförmig, bald kugelig gestaltet sind, sie haben 3—4 μ Durchmesser oder aber sind bei 4—5 μ Länge nur 2—3 μ dick. Ihre Oberfläche ist häufig unregelmäßig, runzelig, das Gerüst ist sehr derb, ihm sind ganz grobe Chromatinschollen angelagert; kurz gesagt, die Kerne können die verschiedenste Größe und verschiedenen Bau besitzen, bezeichnende Leydigsche Zwischenzellen finden sich unter ihnen nur selten. Nirgends sind Zellgrenzen deutlich zu erkennen, doch zeigt das Plasma in der Umgebung der einzelnen Kerne verschiedenen Bau. Im ganzen ist es auch hier schaumig,

wabig, doch sind die einzelnen, in ihm ausgesparten Hohlräume ganz verschieden groß. Bei entsprechender Behandlung läßt sich leicht dartun, daß sie mit Lipoidtropfen gefüllt sind. In manchen Abschnitten des Zwischengewebes sind sie gleichmäßig sehr klein, das Plasma ist hier ganz gleichmäßig in der gewöhnlichen Weise gebaut, dazwischen liegen aber sehr große, bläschenförmige Hohlräume, die bald runde, bald mehr eiförmige Gestalt besitzen, sich vielfach auch durch die gegenseitige nahe Lagerung formend beeinträchtigen. Bei der Untersuchung von mit Sudan III gefärbten Präparaten erkennt man, daß diese Hohlräume mit großen Lipoidtropfen ausgefüllt sind, die 10 μ Durchmesser und darüber halten können, und daß überhaupt das Zwischengewebe dieser Hellkäfighähne, die gut gefüttert wurden, ungemein reich ist an Lipoiden.

Diese Tatsache lehrt in der gleichen Weise, wie ich es schon an Gänsen und Mäusen gezeigt habe, daß bei reichlicher Ernährung eben auch mehr Nährstoffe in Form von Lipoiden in den Zwischenzellen gespeichert werden. Bei dem eben beschriebenen Hahn sind sie trotz der beginnenden Samenbildung noch nicht ganz aufgebraucht. Bei längerem Aufenthalt im hellen Käfig entwickeln sich dann die Hoden und mit ihnen der Kamm und die Kinnlappen in der gewohnten Weise, die Keimdrüsen zeigen dann das Bild, das wir auch sonst bei gut gefütterten Hähnen erkennen, die keine Gelegenheit zur Paarung haben. Ich schildere im folgenden noch das Zwischengewebe aus dem Hoden eines Hahnes, der 9 Monate alt war und 6 Monate lang im hellen Käfig gehalten wurde (Näheres über ihn siehe Seite 571).

Der Hahn unterscheidet sich hinsichtlich des Baues seiner Hoden von dem auf dem Hofe bei Hennen gehaltenen Tier nicht allein durch die Weite der Kanälchen und die weniger lebhafte Samenbildung, sondern vor allem auch durch die größere Menge des Zwischengewebes und den weit größeren Lipoidgehalt der Zwischenzellen. In der Umgebung der Gefäße finden sich an den bezeichnenden Stellen stets ausgedehnte Gruppen von Zwischenzellen (Fig. 58). Von den Kernen sind sehr viele spindelig bis walzenförmig gebaut, sie sind zum Teil 12—13 μ lang, 2—3 μ dick, das Häutchen und das Gerüst ist sehr fein. Ihr Plasmaleib ist lang und spindelförmig ausgezogen, er kann oft auf weite Strecken hin verfolgt werden, enthält aber nur wenig Lipoide. Im übrigen zeigen die Kerne der Zellen auch hier die verschiedenste Gestalt, bald sind sie kugelförmig, bald mehr ei- oder walzenförmig, dann auch wieder von der Gestalt einer Keule oder Bohne. Die meisten von ihnen sind sehr groß, sie haben bis zu 7 μ und darüber Durchmesser, ihr Häutchen ist fein, ihr Gerüst zart, mit wenig groben Chromatinschollen. Sehr

häufig enthalten sie ein oder zwei echte Kernkörperchen, sie zeigen also, wenn sie rund sind, den gewöhnlichen Bau der LEYDIGschen Zwischenzellen.

Daneben finden sich auch kleinere Kerne mit derbem Gerüst. Ihre Oberfläche ist meist glatt. Bei allen den zuletzt beschriebenen Formen ist der Plasmaleib gleichmäßig wabig gebaut, die einzelnen Waben sind sehr groß und halten 1—2 μ Durchmesser. Nur in der Umgebung der kleineren Kerne ist das Plasma feinmaschig gebaut und erscheint des-

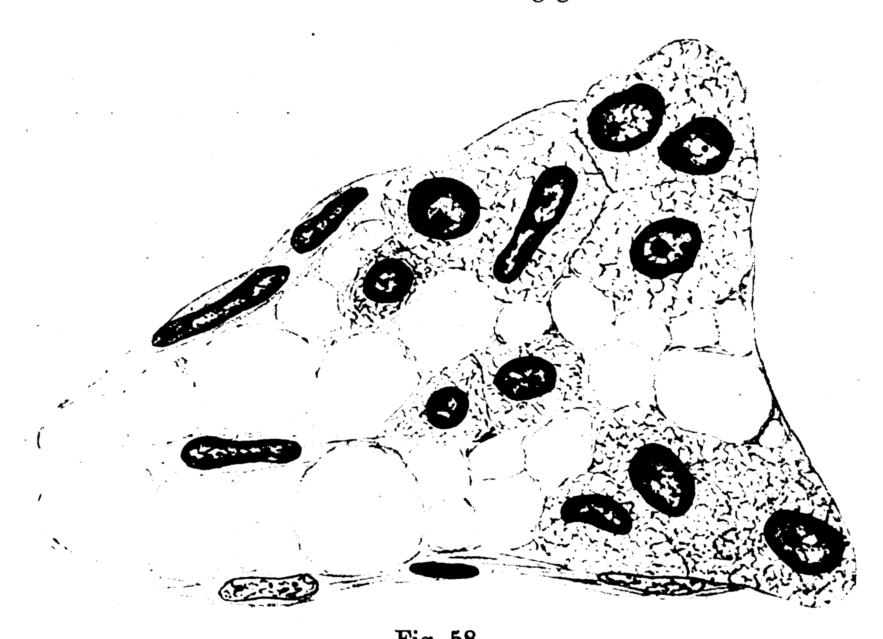


Fig. 58.
Zwischengewebe aus dem rechten Hoden eines Hahnes, der 9 Monate alt war und 6 Monate fern von den Hennen im hellen Käfig gehalten worden war. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 51.

halb dunkler. Die Zellgrenzen sind an vielen Stellen deutlich, häufig genug finden sich aber auch Plasmabezirke, die zwei bis sechs oder noch mehr Kerne bergen. Besonders auffallend ist auch hier wieder der Umstand, daß sich zwischen den einzelnen Zellen allenthalben bald größere, bald kleinere kugel- oder eiförmige Hohlräume finden, die zum Teil sehr erhebliche Ausdehnung besitzen (12 μ Durchmesser und darüber). Ihr Inhalt erscheint bei Präparaten, die in gewöhnlicher Weise behandelt sind, vollkommen klar. Ihre Wand ist sehr dünn und faserig. Bei entsprechender Behandlung erkennt man, daß jede solche Blase von einem Lipoidtropfen ausgefüllt ist, wie überhaupt das Zwischengewebe gerade bei diesen »Abstinentenhähnen« ungemein reich an osmier-

baren Massen ist, die in kleineren und zum Teil auch, wie eben gezeigt, in sehr großen Tropfen alle Plasmabezirke ausfüllen.

Dieser Befund läßt sich sehr einfach deuten: Da die Hähne im Käfig keine Gelegenheit hatten Hennen zu treten, und da die Samenbildung bei ihnen im Vergleich zu den Hoden der Prüftiere verlangsamt ist, so war der Stoffumsatz in ihnen auch nicht so lebhaft; dank der guten

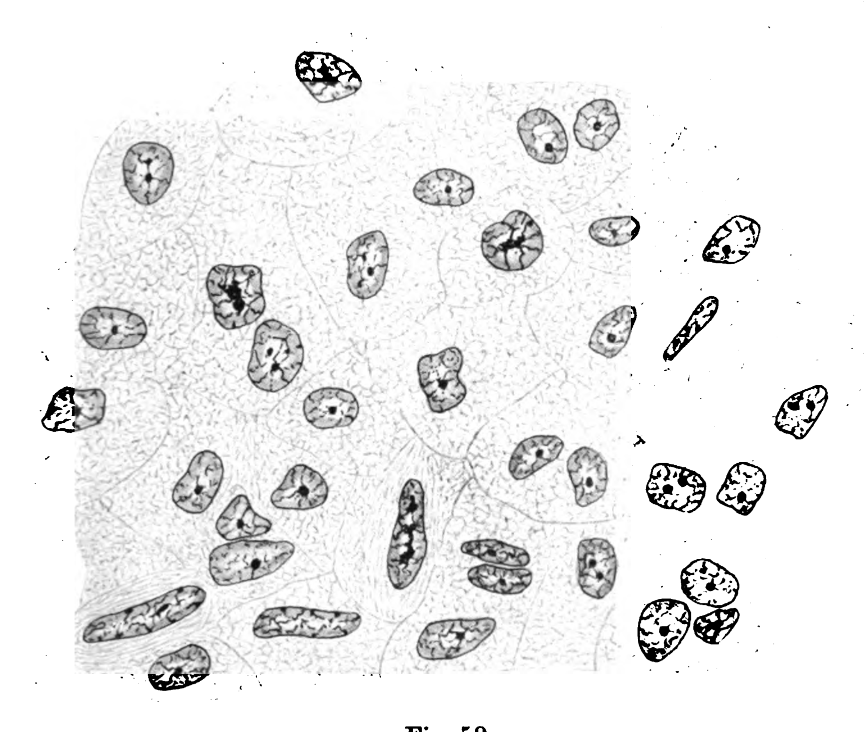


Fig. 59.

Zwischengewebe aus dem rechten Hoden eines 6 Monate alten Hahnes, der 3 Monate lang im Dunkelkäfig gehalten worden war. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 51.

Ernährung wurden dem Gesamtkörper des Tieres aber Nährstoffe in reichlicher Menge zugeführt, die Hähne nahmen deshalb nicht nur am Körper an Gewicht zu, sondern es sammelten sich auch Lipoide in größerer Menge in den Hoden an. Wir haben hier die ersten Erscheinungen dessen, was wir in stärkerem Maße bei der Mast erkennen, nur sind hier noch keine Schädigungen zu beobachten. Das Ergebnis dieses Versuches bildet wieder einen guten Beleg dafür, daß die Zwischenzellen tatsächlich zur Ernährung der Keimzellen dienen, bzw. die zur Ernährung der Samenbildungszellen

nötigen Stoffe in sich speichern. Im gleichen Sinne lassen sich auch die an den Dunkelkäfighähnen erhobenen Befunde deuten.

Nach dreimonatlichem Aufenthalt im dunklen Käfig, wenn also die Tiere noch ganz kleine Kämme und Kinnlappen besitzen und die Mauser noch nicht weit fortgeschritten ist, zeigen die Hoden noch ganz das Bild wie sonst bei jungen, 2 Monate alten Hähnen. Die Samenbildung ist wieder zum Stillstand gekommen, die Kanälchen sind eng, nur vereinzelte Teilungen sind zu erkennen, die neugebildeten Zellen werden abgestoßen und gehen zugrunde. Das Zwischengewebe ist in reichlicher Menge vorhanden (Fig. 59). Die Kerne zeigen fast durchweg unregelmäßige, höckerig rauhe Oberfläche, in der gleichen Weise, wie man dies auch sonst vielfach im Hoden junger Hähne sieht. Ihre ganze Form ist unregelmäßig, nähert sich aber im allgemeinen der einer Kugel. Die meisten sind allerdings mehr rechteckig, länglich, drei- oder viereckig, dann auch wieder walzen-, spindel- oder bohnenförmig. Ebenso verschieden wie die Form ist auch ihre Größe. Die annähernd runden haben 4—5 μ im Durchmesser, die länglichen sind bis zu 7 μ lang und 3—4 μ dick. Die größte Länge kann bis zu 10 μ betragen. Im Gegensatz zu diesen recht auffallenden Unterschieden in der Form, ist der Bau bei allen so ziemlich gleich. Ein feines Häutchen umschließt den klaren Kernsaft, der von ganz zartem Gerüst durchsetzt ist, das häufig radspeichenförmige Anordnung zeigt. Größere Chromatinbrocken finden sich nur selten, weit häufiger ein, manchmal auch zwei kleine echte Kernkörperchen. Mit Ausnahme von einigen länglichen Zellen, in deren Bereich der Plasmaleib fein gestreift erscheint, ist das Plasma allenthalben gleichmäßig schaumig, mit ziemlich engen Waben. Größere Hohlräume finden sich nirgends, die ganze Plasmamasse erscheint vielmehr ganz einförmig. Die Zellgrenzen sind sehr deutlich zu erkennen, doch finden sich auch hier Bezirke, in denen zwei und mehr Kerne liegen. Bei entsprechender Behandlung erkennt man nun, daß in diesem Zwischengewebe verhältnismäßig wenig Lipoide vorhanden sind. Die einzelnen Tröpfchen sind klein, unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Ausdehnung nur wenig voneinander und liegen ziemlich weit voneinander entfernt, aber gleichmäßig verteilt. Zwischen ihnen erkennt man auch an Sudan III gefärbten Präparaten allenthalben die dunkle Grundmasse des Plasma. In dieser Hinsicht erinnert das Zwischengewebe dieser Kummerhähne etwas an das Zwischengewebe der Mastgänse. In beiden Fällen ist ja die Samenbildung durch eine äußere Schädigung gehemmt. Gleichzeitig erscheinen die Zwischenzellen vermehrt, bei der Mastgans sind sie es tatsächlich, enthalten aber nicht so viel Lipoide wie sonst,

beim Kummerhahn ist die Vermehrung nur eine relative, sie wird durch die starke Rückbildung der Kanälchen vorgetäuscht.

Wenn dann nach langem Aufenthalt im dunklen Käfig, das Körperwachstum schon recht weit vorgeschritten, ja im großen und ganzen beendet ist und die Samenbildung doch noch in Gang kommt, dann verändert sich auch das Zwischengewebe wieder. Die großen Zellgruppen und -züge, die ehemals die Kanälchen trennten, werden auseinander gedrängt, in kleinere Gruppen abgesondert. Trotzdem erscheint der Hoden auch jetzt noch reich an Zwischengewebe, das allerdings immer noch wenig Lipoide enthält. Die einzelnen Zellen liegen in größeren und kleineren Gruppen beieinander (Fig. 60). In der Haupt-

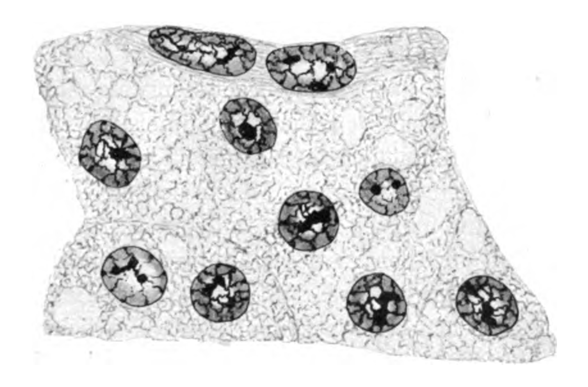


Fig. 60.
Zwischengewebe aus dem rechten Hoden eines 9 Monate alten Hahnes, der 6 Monate lang im Dunkelkäfig gehalten worden war. Vergrößerung usw. wie bei Fig. 51.

sache finden sich jetzt große Kerne von bald länglicher, bald kugeliger Gestalt, die langen können bis zu 12 μ in der Länge und 4 μ in der Dicke halten, ihr Häutchen ist derb, ebenso das Gerüst, dem reichliche Chromatinschollen eingelagert sind, doch findet sich kein Kernkörperchen. Die mehr der Kugelgestalt genäherten Zellen haben 4—5 μ Durchmesser, ihre Oberfläche ist unregelmäßig, zumeist etwas rauh, oft erscheinen sie vieleckig. Das Häutchen ist sehr deutlich, ebenso das Gerüst, das vielfach radspeichenförmige Anordnung aufweist. Ihm sind manchmal sehr grobe Chromatinschollen angelagert, häufig finden sich auch ein bis drei echte Kernkörperchen. Das Plasma erscheint gleichmäßig ziemlich dunkel, der netzig-wabige Bau kommt gut zur Geltung. Lipoide können, wie schon erwähnt, nur in geringer Menge nachgewiesen werden, sie finden sich bald in der Form sehr kleiner Tröpfchen, bald wieder, wenn auch nur seltener, in der Form großer Tropfen, die bis zu 5 μ

Durchmesser halten können. An Präparaten, die in der gewöhnlichen Weise behandelt wurden, ist ihre Anwesenheit an den großen, ganz hell erscheinenden kugelförmigen Hohlräumen zu erkennen. Das Plasma der länglichen Zellen erscheint auch hier vielfach etwas gestreift.

γ) **Zusammenfassung der Befunde über die Zwischenzellen.**

Die verschiedenen an den Zwischenzellen im Hoden der Hähne erhobenen Befunde sind vollkommen eindeutig und stimmen ganz zu dem, was ich schon früher an anderen Arten beobachtet habe. Beim jungen Tier sind die Zellen sehr gut ausgebildet, und je nach dem Ernährungszustand enthalten sie schon hier mehr oder weniger viel Lipoide. Deren Menge vermindert sich, sobald die Samenbildung beginnt, gleichzeitig vermehren sich die Keimzellen viel stärker als die Zwischenzellen, in denen man nur selten Kernteilungen direkter Art beobachtet. Infolgedessen verschiebt sich das gegenseitige Mengenverhältnis jetzt sehr zugunsten des Keimgewebes. Gleichzeitig wachsen Kamm und Kinnlappen. Der Hahn nimmt das für das geschlechtsreife männliche Tier bezeichnende Aussehen an, kurz es bilden sich an seinem Körper alle die Merkmale aus, durch die sich der Hahn vom Kapaunen unterscheidet. Diese Entwicklungen fallen in der Hauptsache mit der starken Vermehrung der Keimzellen und der gleichzeitig stattfindenden relativen Abnahme der Zwischenzellen zusammen, als deutlicher Beleg dafür, daß die geschlechtsspezifischen Inkrete von den Keimzellen selbst und nicht von den Zwischenzellen abgesondert werden.

Wenn dann die Hoden ihre endgültige Größe erreicht haben, so vermehrt sich das Zwischengewebe wieder etwas. Es sammelt auch wieder mehr Lipoide in sich an. Besonders dann, wenn die Samenbildung keine sehr lebhafte ist, wenn die Hoden nicht sehr stark in Anspruch genommen werden. Dies beweisen sehr deutlich die Befunde, die ich an Hähnen erheben konnte, die fern von Hennen gehalten wurden. Ihre Hoden enthalten nicht nur mehr Zwischengewebe als diejenigen anderer Hähne, sondern das Zwischengewebe birgt hier auch auffallend viel Lipoide, zum Teil in ganz großen Tropfen. Für gewöhnlich geht ja beim Hahn, wie der Geflügelzüchter so richtig sagt, mindestens die Hälfte des Futters in die Hoden. In diesen bilden sich ungeheuer viel Samenfäden, und dafür sind, wie ich schon früher stets betont habe, weit mehr Nährstoffe erforderlich, als rein räumlich gedacht zum Aufbau der Zellen notwendig wären. Wenn nun die Hähne fern von den Hennen gehalten werden, dann ist die Samenbildung keine so rege. Offenbar regelt sich eben auch im Hoden die Samenbildung nach der Nachfrage, sie wird durch den Geschlechtsverkehr angeregt und verlangsamt sich, wenn keine

Paarungen stattfinden[1]. Dann werden weniger Nährstoffe verarbeitet, und dementsprechend mehr Lipoide in den Zwischenzellen angehäuft. Besonders stark ist diese Anhäufung, wenn gleichzeitig durch irgendeinen äußeren Einfluß, z. B. durch die Gefangenschaft, also den Aufenthalt im engen Käfig, die Samenbildung unterdrückt oder doch wesentlich gehemmt wird. Dann vermehren und vergrößern sich die Zwischenzellen recht erheblich, Lipoide werden in ihnen angesammelt und zwar sogar dann, wenn der Gesamtzustand des Tieres ein recht schlechter ist. Unter Umständen können sich die Zwischenzellen vergrößern, ohne daß sich in ihnen viel mehr osmierbare Stoffe ansammeln, nämlich bei solchen Tieren, bei denen infolge ungünstiger Umgebung der Gesamtkörper sehr schwer geschädigt ist, und bei denen der Stoffwechsel im ganzen leidet. Daß dies der Fall ist, zeigt ja bei den Dunkelkäfighähnen die schwere Rachitis, unter der sie leiden, obwohl sie das nämliche Futter bekommen, wie die Hellkäfighähne. Wenn dann bei solchen Kummertieren die Samenbildung doch noch beginnt, dann vergrößern sich auch bei ihnen noch die Kämme, der allgemein schlechte Ernährungszustand läßt allerdings wohl niemals eine volle Entwicklung wie bei gesunden, kräftigen Tieren zu.

Während also ein ausgewachsener Hahn durch den Aufenthalt im Käfig in seiner Keimdrüsentätigkeit nicht wesentlich beeinflußt wird, zeigen junge, wachsende Tiere ein anderes Verhalten. Bei ihnen wird,

[1] Diese Tatsache trägt mit dazu bei, die Bedeutung der Zwischenzellen zu erklären. Bei Arten, bei denen die Brunst längere Zeit dauert, besonders also bei denen, die chronisch brünstig sind, werden die Hoden häufig während langer Zeit überhaupt nicht in Anspruch genommen. So paart sich z. B. der Sperling in der Zeit, in der sein Weibchen brütet wohl nicht. Auch bei Feldmäusen, Feldhasen und Wildkaninchen haben die männlichen Tiere in der Zeit, in der alle oder die meisten Weibchen ihres Bezirkes tragen, wohl kaum Gelegenheit sich zu paaren. Wenn sich die Gelegenheit bietet, so wird zunächst der im Nebenhoden (bei den Vögeln im Hoden), aufgespeicherte Samen ausgeschleudert und wird dann sofort durch Neubildung ersetzt. Durch den Geschlechtsverkehr, besonders wenn er oft nacheinander ausgeübt wird, steigert sich zweifellos die Samenbildung. Ich erinnere nur wieder an das schon oben erwähnte Beispiel vom Haushunde, bei dem die Rüden häufig genug jahrelang keine Gelegenheit zur Paarung haben, dann aber manchmal mehrmals nacheinander springen können. Die Zwischenzellen, die in den Zeiten der geringen Geschlechtstätigkeit reichlich Nährstoffe in sich aufspeichern, liefern in den Zeiten reger Inanspruchnahme einen großen Teil der Stoffe die jetzt zum Aufbau der reichlich neugebildeten Samenzellen benötigt werden und darin liegt zum Teil sicher ihre große Bedeutung. Sie befähigen die Hoden auch nach Zeiten langer Untätigkeit, sofort den höchsten Anforderungen zu genügen.

gleichgültig, ob sie nun im hellen oder dunklen Käfig gehalten werden, die Samenbildung, die zu Beginn meiner Versuche doch schon im Gange war, jäh unterbrochen, die Hoden bilden sich wieder auf den untätigen Jugendzustand zurück, und in ihnen beginnt die Samenbildung erst dann wieder, wenn der Gesamtkörper im großen und ganzen ausgewachsen ist. Diese Befunde stimmen mit meinen Beobachtungen überein, die ich an Hitzemäusen und an mit Alkohol vergifteten Mäusen gemacht habe. Sie zeigen deutlich, daß der jugendliche, rasch wachsende Körper viel empfindlicher ist als der ausgewachsene und daß er deshalb viel leichter geschädigt werden kann. Bei einer solchen Schädigung wird zunächst die Entwicklung der Keimdrüsen gehemmt.

Alle hier über die Zwischenzellen mitgeteilten Befunde zeigen also wieder ganz eindeutig, daß das Zwischengewebe das ernährende Hilfsorgan für die Keimdrüsen ist, aber mit der Absonderung des geschlechtsspezifischen Inkretes nichts zu tun hat. Diese Erkenntnis breitet sich ja immer mehr aus und erhält dauernd neue Stützen, so besonders in der letzten Zeit auch durch die vorzüglichen Arbeiten von SCHINZ und SLOTOPOLSKY (1924/1925), deren Ergebnisse einzeln anzuführen nicht die Aufgabe dieser Arbeit ist. Auch auf die schönen Untersuchungen von OORDT (1924) und anderen einzugehen, verbietet mir leider die Zeit. Solche Arbeiten zu besprechen ist die Aufgabe von zusammenfassenden Berichten[1].

[1] Nur LIPSCHÜTZ versucht noch in der gleichen Weise wie früher, immer wieder für die »Pubertätsdrüse« Stimmung zu machen. Der beste Beweis dafür, daß er nicht imstande ist, seine Anschauung wirklich zu vertreten, ist wohl die Tatsache, daß er in seiner neuen Zusammenfassung über die innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen (1924) wieder die gegenteiligen Ansichten mit einer Großzügigkeit verschweigt, die fast Bewunderung erwecken kann. Von meinen Untersuchungen erwähnt er nicht eine einzige, nicht einmal im Schriftenverzeichnis. Er hat also wohl allen Grund, seine Leser nicht auf sie aufmerksam zu machen, sonst könnten sie am Ende in ihrem guten Glauben an die LIPSCHÜTZschen Lehren erschüttert werden. Im Grunde genommen ist sein neues Buch nichts anderes als eine englische Übersetzung seiner »Pubertätsdrüse«, die im Jahre 1919 erschienen ist. Offenbar glaubt LIPSCHÜTZ, daß man in der Wissenschaft eine falsche Anschauung dadurch durchbringen kann, daß man die ihr widersprechenden Tatsachen totschweigt; auch glaubt er wohl, ein schlechtes Buch würde besser, wenn man es ins Englische übersetzt. Ich selbst habe zu den Ausführungen des Herrn LIPSCHÜTZ schon oft Stellung genommen und gezeigt, daß seine Beweisführungen unrichtig sind; vor allem konnte ich mich auch davon überzeugen, daß die Präparate, an denen er seine Untersuchungen ausgeführt hat, reichlich schlecht sind. Ich konnte an ihnen keine Befunde erheben. Es ist deshalb auch nicht notwendig, hier nochmals auf seine Ausführungen einzugehen.

Kurz einzugehen habe ich hier noch auf die Angaben von BENOIT, der in der letzten Zeit auch das Zwischengewebe im Hoden von verschiedenen Vögeln untersucht hat. Begrüßenswert ist zunächst, daß er meine Art und Weise, das gegenseitige Mengenverhältnis der beiden Hodenanteile, besonders auch die tatsächliche Menge der Zwischenzellen genau zu bestimmen, angewendet hat (1922). Er bemüht sich dabei in dankenswerter Weise, die Zwischenzellen selbst genau von den übrigen Gebilden des Zwischengewebes abzutrennen. Dies gelingt ja in manchen Fällen ganz gut, so besonders bei den Säugetieren, und ist auch schon von SCHINZ und SLOTOPOLSKY (1925), desgleichen von LUNDGREN (1925) in sehr schöner Weise ausgeführt worden, Natürlich ist es dabei nicht möglich, Zwischenzellen und Kapillaren voneinander zu trennen. Bei den Vogelarten, deren Keimdrüsenbau ich kenne, es sind jetzt über 30, zu ihnen gehört auch der Haushahn, ist eine solche genaue Trennung unmöglich. Ganz abgesehen davon, daß die Lipoide nicht nur in den vollausgebildeten LEYDIGschen Zellen nachzuweisen sind, sondern auch in allen möglichen anders geformten Gebilden des Zwischengewebes, mache man nur einmal den Versuch, einen Querschnitt durch den Hoden eines geschlechtsreifen Hahnes zu rekonstruieren und dabei die vollausgebildeten Formen der Zwischenzellen von anderen Gebilden zu trennen. Schon beim ersten Schnitt wird man erkennen, daß selbst bei der Anwendung von Immersionslinsen eine solche Trennung unmöglich ist. BENOIT macht mir den Vorwurf, daß ich alles, was zwischen den Hodenkanälchen liege, als »tissue interstitielle« bezeichne »Du tissu intertubulaire soit, mais non toujours du tissu glandulaire interstitielle au sens physiologique du mot«. Hier muß ich BENOIT zunächst einen Fehler vorwerfen, den er mit diesem Satz begeht, indem er von einem »physiologischen Zwischengewebe« spricht. Die physiologische Bedeutung kommt bei der Mengenbestimmung zunächst gar nicht in Frage, sondern die ganze Untersuchung geht zunächst nur darauf aus, die gegenseitige Menge der Gewebe nach ihrer morphologischen Verschiedenheit zu bestimmen. Dabei bezeichne ich als Zwischengewebe, wohl in Übereinstimmung mit den meisten Forschern, alles was zwischen den Kanälchen liegt, einschließlich der Blutgefäße. Neben diesen enthält das Gewebe auch noch Bindegewebszellen, die sich in ihrer Form und hinsichtlich ihres Gehaltes an Lipoiden sehr stark verändern können. Die vollausgebildeten Zwischenzellen sind ja nichts anderes als Abkömmlinge des Bindegewebes. Oft nehmen dabei einzelne Zellen und ganze Zellgruppen ein Aussehen an, wie es zuerst von LEYDIG geschildert wurde. Und solche Zellen bezeichnen viele Forscher als »typische

Zwischenzellen«. Will man ihre Menge bestimmen, so muß man so vorgehen, wie SCHINZ und SLOTOPOLSKY und LUNDGREN es getan haben.

Beim Vogel, und besonders beim Hahn, ist dies unmöglich. Es gelingt hier angesichts der ungeheuren Ausdehnung des ganzen Organes, angesichts der geringen Größe und ganz verschiedenen Formen der einzelnen lipoidhaltigen Zellen niemals, die verschiedenen Gebilde des Zwischengewebes bei der Rekonstruktion so genau abzugrenzen, wie dies wünschenswert wäre, und deshalb habe ich schon bei meinen Dohlenuntersuchungen stets die Gesamtmenge des Zwischengewebes bestimmt und von ihr die Masse der größeren Blutgefäße abgezogen. Ich wollte damals ja hauptsächlich zeigen, daß die Art der Schlußfolgerung, die TANDLER und GROSZ (1911) führten, falsch sei. Dies ist mir auch gelungen. Ich bin mir dabei vollkommen klar darüber, daß meiner Untersuchungsart gewisse Mängel anhaften, diese lassen sich aber nicht vermeiden. Es ist gewiß auch mißlich, den Rauminhalt der Hoden zu bestimmen. Ich habe ihn berechnet, genauer wäre es, ihn mittels der Wasserverdrängung festzustellen. Ich pflichte aber SCHINZ und SLOTOPOLSKY vollkommen bei, wenn sie sagen, daß eine Gewichtsbestimmung wohl genauer oder mindestens ebenso genau wäre, man muß dann allerdings wieder annehmen, daß das spezifische Gewicht des Brunst- und Ruhehodens gleich ist, und daß des weiteren auch das spezifische Gewicht der verschiedenen Gewebsanteile sich nicht unterscheidet. Bei allen diesen Bestimmungen müssen wir uns aber klar darüber sein, daß alle Arten, die Menge der Gewebsanteile zu bestimmen, immer nur annähernd richtige Zahlen liefern. Man bedenke nur die Veränderungen, die durch Fixierung und Einbettung hervorgerufen werden. Aber auch die annähernd genauen Feststellungen müssen, solange keine besseren Untersuchungsarten entdeckt werden, genügen. In der Hauptsache will BENOIT in der erwähnten Mitteilung ja zeigen, daß die Art und Weise, die WAGNER (1922) angibt, um die Zwischengewebsmenge zu bestimmen, falsch ist. Darauf habe ich schon früher hingewiesen und WAGNER (1923) hat selbst seinen Fehler zugegeben. In allerletzter Zeit hat LUNDGREN (1925) die Menge des Zwischengewebes im Kaninchenhoden bei einer großen Anzahl von Tieren in sehr sorgfältiger Weise bestimmt. Seine Untersuchungsarten sind im Grunde genommen die nämlichen, die ich angegeben habe. Auch er geht dabei von der Annahme aus, daß das spezifische Gewicht der einzelnen Bestandteile des Hodens im großen und ganzen gleich ist. Bei seiner Bestimmung hat er stets gleiche Stellen aus den einzelnen Hoden genommen und miteinander verglichen, was zweifellos ein Vorteil ist. Auch ich habe ja bei meinen Mengenbestim-

mungen stets Schnitte aus den verschiedenen Teilen der Drüsen genommen[1].

BENOIT hat, wie schon erwähnt, in den letzten Jahren eine Reihe von kleinen Mitteilungen veröffentlicht, leider fast nie eine ausführliche Arbeit, die ein genaueres Urteil ermöglichte. Ich will versuchen, seine kurzen Mitteilungen in der Reihenfolge zu besprechen, wie sie erschienen sind. Zunächst sucht BENOIT die Angaben verschiedener Forscher zu widerlegen, daß sich im Hoden des ausgewachsenen, geschlechtsreifen Hahnes überhaupt keine Zwischenzellen finden. Er glaubt, daß diese Angaben auf schlechte Fixierung der untersuchten Gewebsstücke zurückzuführen seien. Er selbst fixierte mit »une liquide osmique«, Da alle Fixierungsflüssigkeiten, die Osmiumsäure enthalten, nur sehr schlecht in die Gewebe eindringen und sie deshalb ganz ungleichmäßig erhalten, nur die obersten wenige Millimeter dicken Lagen sind gut zu gebrauchen, so sind solche Flüssigkeiten für die Mengenbestimmungen der einzelnen Gewebsteile in den Hoden nicht geeignet, denn hier handelt es sich gerade darum, möglichst das ganze Organ gleichmäßig zu erhalten. Schon aus dieser Tatsache geht hervor, daß BENOIT niemals die ganzen Drüsen, sondern nur kleine Ausschnitte untersucht und in ihnen das gegenseitige Mengenverhältnis bestimmt hat.

Er beschäftigt sich zunächst mit dem feineren Bau der Zwischenzellen und stellt fest (was früher schon längst bekannt war), daß im Hoden des Hahnes in der ersten Zeit nach dem Ausschlüpfen die Zwischenzellen viel »Fett« enthalten, das mit Osmium reduziert werden kann, dagegen nur wenig »protoplasme funktionel«; in der gleichen Weise, wie ich dies früher geschildert habe, beschreibt er dann, daß in der Vorbrunst die osmierbaren Einschlüsse nach und nach verschwinden, »et la cellule interstitielle prend l'aspect d'une cellule glandulaire typique avec chon-

[1] Im Jahre 1925 veröffentlich BASCOM eine Arbeit, in der er als ganz neue Tatsache hinstellt, daß man die Vermehrung und Verminderung der Zwischenzellen im Hoden nicht feststellen könne, wenn man nur einzelne Schnitte im Mikroskop betrachte, man müsse vielmehr die Gesamtgröße der Drüse berücksichtigen und eine entsprechende Berechnung ausführen. Im Anschluß an diese, für viele Leser gewiß nicht neue Feststellung, berechnet BASCOM die Menge des Zwischengewebes genau in der gleichen Art und Weise wie ich dies im Jahre 1919 angegeben habe. Es ist wirklich ein Glück, daß Herr BASCOM meine Arbeit ebenso wenig kennt, wie diejenige von ROMEIS die im Jahre 1921 erschienen, auch eine Untersuchungsart angibt, mit der die Gesamtmenge des Zwischengewebes bestimmt wird. Anderenfalls würde Herr BASCOM vielleicht gar in dem guten Glauben gestört, eine neue Entdeckung gemacht zu haben.

driome riche et produit de sécrétion fuchsinophile«. Zunächst bildet diese Feststellung eine angenehme Bestätigung der von mir ermittelten Tatsache, daß das im Zwischengewebe des unreifen Hodens angesammelte Lipoid beim Beginn der Samenbildung verschwindet. Wie ich gezeigt habe, wird es zum Aufbau der Samenbildungszellen verwendet. Die gleichzeitig zu beobachtende Vermehrung der fuchsinophilen Körner ist zum größten Teil vorgetäuscht. Sie kommt in der Hauptsache dadurch zustande, daß diese Gebilde vorher von den großen Lipoidtropfen verdeckt sind und erst nach ihrem Verschwinden richtig erkannt werden können. BENOIT selbst knüpft übrigens keinerlei Folgerungen an die von ihm mitgeteilten Befunde an.

In einer weiteren Mitteilung (1922 b), mit vielverheißender Überschrift, berichtet er über die einzelnen Gewebsarten des Hodens bei fünf Hähnen verschiedenen Alters, einer Maus, einer Ratte, einer Katze, einem Stier und einem Menschen. Das Hauptergebnis dieser Mitteilung ist die erneute Feststellung, daß die am Einzelschnitt gemachten Mengenbestimmungen sehr leicht täuschen können, des weiteren, daß die Hoden des Menschen relativ viel kleiner sind als die des Hahnes, eine Tatsache, auf die schon so oft hingewiesen wurde, daß es überflüssig ist, noch weiter über sie zu reden. Betont muß nur werden, daß es vollkommen unzulässig ist, auf Grund einer an einem einzigen Vertreter einer Art ausgeführten Mengenbestimmung weitgehende Rückschlüsse zu ziehen, besonders dann, wenn es sich dabei um ein Organ handelt, das hinsichtlich seines Baues so starken Schwankungen unterworfen ist, wie der Hoden. Wir wissen zwar noch nicht, ob beim Menschen regelmäßige Schwankungen als Reste einer in früheren Zeiten sicher vorhandenen periodischen Brunst nachgewiesen werden können, jedenfalls wissen wir aber aus den Arbeiten von LEUPOLD (1921), daß die Menge des Zwischengewebes bei den einzelnen Männern ganz verschieden groß ist. Ich selbst habe ja, besonders in meinen Untersuchungen über die Mäuse, zeigen können, wie starken Schwankungen die Zwischengewebsmengen als Folge verschiedener Ernährung unterworfen sind.

In einer weiteren, auch in der Form einer vorläufigen Mitteilung gehaltenen Arbeit, wendet sich BENOIT zunächst gegen meine Angaben über den Dohlenhoden, in dem das Zwischengewebe während des ganzen Jahres keine sehr wesentlichen Veränderungen durchmacht, abgesehen von der stärkeren oder geringeren Ausbreitung der Blutgefäße. Ich habe schon oben ausgeführt, zu welchem Zweck meine damalige Arbeit gemacht wurde, und was sie beweisen sollte. Ich habe in ihr als erster darauf hingewiesen, daß man ein genaues Urteil über das gegenseitige

Mengenverhältnis nur dann gewinnen kann, wenn man nicht nur den Einzelschnitt berücksichtigt, sondern die Größe des ganzen Organes. Gleichzeitig habe ich damals schon auf die Mängel hingewiesen, die dieser Untersuchungsart anhaften. Daß meine Arbeit damals nicht vergeblich war, beweist schon die große Zahl derer, die nach mir ganz ähnliche Mengenbestimmungen ausführten. Genaue Untersuchungen über das histologische Verhalten der Zwischenzellen habe ich dann erst später ausgeführt, vor allem auch in den früheren Teilen dieser Arbeit. Auf diese meine Mitteilungen geht BENOIT überhaupt nicht ein. Er untersuchte den »Combasson«[1]. In dessen kleinem Winterhoden soll sich sehr reichlich Zwischengewebe finden, seine Zellen sind klein, enthalten wenig Plasma und sollen offenbar nicht sezernieren, wohingegen beim gleichen Tier während der Fortpflanzungszeit die Zwischenzellen groß sind und »possédent la structure de cellules nettement glandulaires«. Einzelheiten sind aus der zwei Seiten langen Mitteilung ebensowenig zu erkennen, wie aus den beigegebenen unheimlich schlechten Abbildungen, an denen es nicht möglich ist, überhaupt eine Zellform zu erkennen. Wenn BENOIT trotzdem diese mangelhaften Befunde gegen mich auszuspielen sucht, weil die von mir angewendete Fixierung ungenügend sei, so ist er dazu auf Grund seiner Untersuchungen nicht berechtigt. Aus seinen Angaben kann man überhaupt nicht viel erkennen.

Um ihn aber zu beruhigen, will ich hier mitteilen, daß auch ich eine ganze Reihe von kleineren Stückchen aus den Hoden von Haushähnen und von Gänsen mit osmiumhaltigen Flüssigkeiten (nach FLEMMING und ALTMANN) fixiert und dann entsprechend gefärbt habe. Die Gemische erweisen sich für den Vogelhoden als recht wenig geeignet. Zwar lassen sie den Bau einzelner, ganz an der Oberfläche gelegener Gewebsteile gut erkennen, die tieferen Abschnitte des Organes sind jedoch nur ganz schlecht erhalten. Im allgemeinen sieht man an solchen Präparaten nicht mehr als an anderen, die mit Formalin fixiert und dann mit Osmium oder Sudan III nachbehandelt wurden. Um auf die sonstigen Einwände von BENOIT einzugehen, so muß ich betonen, daß beim jungen, noch nicht geschlechtsreifen Hahn viel Zwischengewebe vorhanden ist mit sehr großen Zwischenzellen. Während der Geschlechtsreife nehmen die Lipoide in den Zwischenzellen ab, später beim vollentwickelten Tier je nach der regen oder wenig regen Samenbildung sind mehr oder weniger Lipoide in den Zwischenzellen vorhanden, und dementsprechend die fuchsinophilen Körnchen deutlicher oder schlechter

[1] Es wäre wünschenswert, wenn der lateinische Name angegeben würde, um festzustellen, um was für ein Tier es sich handelt.

zu sehen. Am deutlichsten sind sie in denjenigen Mauserhoden zu erkennen, die ganz zurückgebildet sind, ebenso deutlich in den Hoden junger, in der Zeit der Geschlechtsruhe gemästeter Gänse. Schon im ersten Teil meiner Arbeit habe ich darauf hingewiesen, daß sich bei diesen Mastgänsen das Zwischengewebe sehr stark vermehrt und daß die Zunahme an Lipoiden dabei verhältnismäßig gering ist. In solchem Zwischengewebe finden sich nun ungeheuer viele fuchsinfärbbare Körner, hier zeigen die Zwischenzellen am deutlichsten den Bau, den Benoit als bezeichnend für ihre drüsige Absonderung anführt, und gerade diese gemästeten Tiere sind steril und zeigen am übrigen Körper keine Spur einer inkretorischen Hodentätigkeit. Durch diese Tatsache sind die Befunde, die Benoit am »Combasson« erhebt, widerlegt.

Zuletzt berichtet Benoit (1924) noch über den Bau des Hodens beim Hahn vor dem Eintritt der Geschlechtsreife. Diese Arbeit ist etwas ausführlicher, sie bringt neben einigen Mitteilungen über den Erfolg der Kastration bei Hähnen, in denen die Angaben früherer Untersuchungen bestätigt werden, auch noch Neueres. So wird vor allem an Hähnen, die 4 oder 6 Tage nach dem Ausschlüpfen verschnitten wurden, festgestellt, daß die Hoden das Wachstum des Kammes schon von dieser Zeit an beeinflussen. Diese Feststellung ist allerdings nur richtig, wenn man die betreffende Hühnerrasse, an der die Untersuchungen ausgeführt wurden (Leghorns), berücksichtigt. Bei anderen Rassen, so besonders bei den Lachshühnern, wächst der Kamm des Hahnes überhaupt erst, wenn die Tiere schon sehr alt sind. Bei ihnen ist es auch sehr schwer, ja sogar unmöglich, an jungen Tieren das Geschlecht zu unterscheiden. Ein Einfluß von seiten der Hoden macht sich bei den Lachshühnern also erst viel später geltend. Bei den von Benoit untersuchten Rassen aber schon dann, wenn sich die Kanälchen noch im Zustand »der vollständigen embryonalen Ruhe« befinden. Sie enthalten nur kleine und große Keimzellen. Unter embryonaler Ruhe versteht Benoit die Tatsache, daß noch keine Samenbildung eingetreten ist; dessenungeachtet finden im Hoden doch auch in der Zeit gleich nach dem Ausschlüpfen bis zum Beginn der Samenbildung Zellteilungen statt, der Hoden wächst eben im ganzen, wie die Tatsache beweist, daß er beim 3 Monate alten Hahn wesentlich größer ist als beim eben ausgeschlüpften. Dabei beobachtet man zahlreiche Teilungen in den Samenbildungszellen. Diese vermehren sich, manchmal sogar ziemlich lebhaft. Jedenfalls ist in keiner Weise einzusehen, warum sie in dieser Zeit kein geschlechtsspezifisches Inkret absondern, das notwendig ist, um die Entwicklung des Kammes zu bewirken. Die Zwischenzellen verharren in der gleichen

Zeit im Zustande der Ruhe, wie ja gerade BENOIT in seinen früheren Untersuchungen betont hat, sie vermehren und vergrößern sich nur wenig. In seiner ersten Arbeit (1922) sucht BENOIT ja gerade zu zeigen, daß die Zwischenzellen beim jungen Hahn mit Fett beladen sind und noch keine »drüsige Tätigkeit entfalten«. In dieser letzten Arbeit widerlegt er sich also selbst.

Vergleichen wir aber die Ergebnisse der eben besprochenen Befunde die BENOIT mitteilt mit denjenigen, die ich hier mitgeteilt habe, so ist zunächst aus meinen Angaben zu erkennen, daß die Entwicklung des Kammes und der Kinnlappen nicht einzig und allein von der inkretorischen Hodentätigkeit abhängt, sondern auch vom Gesamtzustand des Körpers. Im Käfig entwickelt sich der Kamm nur schlechter, in der Dunkelheit, wenn die Tiere schwer geschädigt sind, nur sehr schlecht, aber gerade bei den in der Dunkelheit gehaltenen Tieren ist im Hoden die größte Menge von Zwischengewebe vorhanden und trotzdem bleibt bei ihnen der Kamm so lange klein, bis die Samenbildung beginnt, bis sich also die im Inneren der Kanälchen gelegenen Zellen sehr lebhaft vermehren. Dies beweist ohne weiteres, daß die Schlußfolgerungen, die BENOIT zieht, einer genauen Prüfung nicht standhalten können.

Im großen und ganzen stellen ja die von mir an den Zwischenzellen erhobenen Befunde bei diesen Untersuchungen nur Nebenbefunde dar. Ich kann deshalb auch nicht nochmals näher auf all die neueren Arbeiten über diese Frage eingehen, in denen ja jetzt zumeist meine Meinung über die Zwischenzellen vertreten wird. Daran kann auch der eine Fall nichts ändern, über den ANCEL und BOUIN (1923) berichten. Es handelt sich um ein Meerschweinchen, das im Alter von 6 Wochen mit Röntgenstrahlen behandelt worden war und 2 Monate später getötet wurde: »présente des testicules vides de cellulese séminales et une glande interstitielle intacte. La masculinisation s'est produite comme chez un mâl normal du même en age.« Ein anderes Tier wurde im Alter von 4 Wochen bestrahlt, in dem Augenblick, wo die Samenbildung beginnt. 9 Monate später wurde es getötet, die Hoden sind klein, sie wiegen 58 bzw. 60 mg und enthalten angeblich keine einzige Samenzelle mehr. Trotzdem hatten die Kanälchen ihre frühere Weite behalten »et le syncytium nourricier est en partie dégénéré«. »Die Zwischendrüse ist aber gut entwickelt.« Die peripheren Geschlechtsmerkmale sind vollkommen ausgebildet. Leider wird nicht angegeben, was denn eigentlich die weiten Samenkanälchen in ihrem Inneren bergen. Auf der sehr schlechten, der Arbeit beigegebenen Skizze sind sie nur von ganz platten Zellen ausgekleidet gezeichnet. Dagegen sind die Zwischenzellen sehr

groß und mit Körnchen vollgepfropft, sie zeigen also wieder gerade denjenigen Bau, den BENOIT als bezeichnend für ihren »Ruhezustand« angibt. Unter ernährendem Syncytium verstehen die beiden Untersucher offenbar die Lage von Sertolizellen, die allerdings aus den Bildern nur schlecht zu erkennen ist. Heute wissen wir sicher, daß diese Gebilde nichts anderes sind als eine besondere Form der Keimzellen, und schon auf Grund dieser Tatsachen dürfen wir sagen, daß die Angaben der beiden Untersucher falsch gedeutet sind. Da aber das Bild, das sie von ihren Keimdrüsen schildern, anders ist als dasjenige, das wir sonst beim Röntgenhoden beobachten, so muß erst die ausführliche Arbeit abgewartet werden, bevor es möglich ist, genauer auf ihre Angaben einzugehen. Die überaus ausführlichen Arbeiten von SCHINZ und SLOTOPOLSKY (1925) haben ja sehr gründliche Beobachtung auch über den Röntgenhoden gebracht, auf Grund der zahlreichen Befunde kommen die beiden Schweizer zu dem Schluß, daß der röntgenatrophische Hoden keine isolierte Pubertätsdrüse ist, »die starke Wucherung der Zwischenzellen[1] im Röntgenhoden, an die von so vielen geglaubt wird, ist zum größten Teil nur relativ[1], durch die Schrumpfung der Kanälchen vorgetäuscht. Die absolute Zunahme, die das Zwischengewebe bei der Röntgenatrophie des Hodens erfährt, ist demgegenüber nicht sehr bedeutend. Zu erklären ist sie im übrigen als eine »raumfüllende« Hypertrophie e vacuo, bzw. durch einen nach dem Untergang des Samenepithels bestehenden Überschuß von den Hoden zugeführtem Nährmaterial.« Diese Feststellung deckt sich vollkommen mit dem, was ich hier beobachtet und beschrieben habe, ich bin ja im zweiten Teil der Arbeit sehr ausführlich auf die Zwischenzellenfrage eingegangen und kann hier nur nochmals betonen, daß meine neu mitgeteilten Befunde ganz im Einklang stehen mit meinen früher geäußerten Anschauungen.

Anschließend an die schönen Untersuchungen von LENNINGER (1923) weise ich auch noch auf die Tatsache hin, daß sich beim Haushahn ganz allgemein nur wenig Zwischenzellen finden, obwohl doch gerade bei ihm — wenigstens bei den meisten Rassen — die peripheren Geschlechtsmerkmale sehr deutlich ausgebildet sind. Im Gegensatz dazu besitzt die Gans sehr viel Zwischengewebe, obwohl bei ihr die beiden Geschlechter am übrigen Körper fast keine Unterschiede aufweisen. Auch diese Tatsachen sprechen dagegen, daß die Zwischenzellen das geschlechtsspezifische Inkret absondern.

---

[1] Im Urtext gesperrt gedruckt.

C. Zusammenfassende Besprechung der Befunde.

Meine Versuche haben auch diesmal wieder gezeigt, in welch tiefgreifender Weise die Geschlechtstätigkeit der verschiedenen Versuchstiere durch die Umgebung beeinflußt wird. Vor allem habe ich dartun können, welchen schädigenden Einfluß die überreichliche Ernährung auf die Keimdrüsen bei beiden Geschlechtern ausübt, des weiteren konnte ich beim Hahn die hodenschädigende Wirkung des Käfiglebens zeigen, allerdings nur dann, wenn die Tiere noch nicht ausgewachsen waren.

In meiner ersten Arbeit, die sich mit dem Einfluß der Umgebung auf die Fortpflanzungstätigkeit beschäftigt (1919), habe ich ja gezeigt, wie ungemein empfindlich Haushennen gegenüber allen Veränderungen in der Umgebung sind. Ihre Legetätigkeit wird schon unterbrochen, wenn sie in eine ungewohnte Umgebung gebracht werden, also z. B. wenn ihnen der gewohnte Auslauf genommen wird oder sie in einen Käfig gesperrt werden. Am Eierstock dieser Tiere treten schwere Veränderungen auf, zahlreiche Follikel gehen in ihm zugrunde und zwar befällt die Rückbildung die einzelnen Eierstockseier um so stärker, je weiter sie in der Entwicklung fortgeschritten sind. Bei kurzer Dauer der Schädigung werden nur diejenigen Follikel verändert, die in den letzten Abschnitt des Wachstums eingetreten sind, in denen sich schon gelber Dotter anhäuft. Als Folge der äußeren, den Gesamtkörper treffenden Schädigung geht in ihnen zunächst das Keimbläschen zugrunde, dann bildet sich der ganze Follikel zurück, sein Inhalt wird aufgesaugt. Diese Resorption erfolgt um so rascher, je schlechter die Tiere ernährt werden. Werden sie sehr stark gefüttert, so bleiben die großen sich rückbildenden Follikel sehr lange im Eierstock und dann reifen keine weiteren Eier mehr heran. Oft sind die Tiere dann für lange Zeit unfruchtbar. Ganz ähnliche Vorgänge konnte ich dann später (1921) an den Eierstöcken von Molchen beobachten, die in ungünstiger Umgebung, d. h. unter Verhältnissen in der Gefangenschaft gehalten wurden, die von den im Freileben obwaltenden Verhältnissen stark abwichen. Auch da erkannte ich, daß sich die Eierstöcke zurückbilden und zwar wurden auch hier von den Veränderungen zunächst diejenigen Follikel betroffen, die am weitesten in der Entwicklung vorgeschritten waren. Ich erkannte den nämlichen Einfluß, wenn die Aquarien, in denen die Molche gehalten wurden, falsch eingerichtet waren, wenn die Wasserwärme zu hoch oder zu niedrig war, wenn die Becken zu wenig oder zu stark belichtet wurden, ja selbst dann, wenn ich die Tiere nur mit Fleisch fütterte. Anläßlich der Untersuchungen, die ich am Hoden von hingerichteten Strafgefangenen ausführte (1924a) konnte ich des weiteren

zeigen, daß auch für den Menschen ähnliche Erscheinungen anzunehmen sind, auch bei ihnen wird die Keimdrüsentätigkeit durch ungünstige äußere Verhältnisse, beim Weib stärker als beim Mann, gehemmt.

Ganz ähnliche Erscheinungen konnte ich nun wieder an weiblichen Gänsen feststellen. An ihnen führte ich allerdings nur Mastversuche aus, doch ging gerade aus ihnen deutlich hervor, daß durch überreichliche, zwangsweise ausgeführte Zufuhr von Nahrung der Eierstock geschädigt wird, seine Entwicklung wird gehemmt und zwar um so stärker, je weiter die Eierstockseier in ihrem Wachstum vorgeschritten sind. Bei ganz jungen, weiblichen Gänsen in der Zeit der Geschlechtsruhe, wenn die Eierstöcke ganz klein sind, schadet die Mast nur wenig, sie hemmt die Entwicklung der Eierstöcke dann nur vorübergehend. Wenn die Mast aber aussetzt, erholt sich das Tier wieder ziemlich rasch und häufig legt es auch noch im gleichen Jahre ab. Die Eier werden aber allem Anschein nach schwerer befruchtet als sonst. Bei den weiblichen Gänsen wirkt nun die Mast um so schädlicher, je weiter der Eierstock in der Entwicklung fortgeschritten ist, geradezu verheerend bei solchen Gänsen, bei denen schon mit gelbem Dotter beladene Follikel vorhanden sind. In ihnen geht zunächst das Keimbläschen zugrunde, dann bilden sie sich zurück, ihr Inhalt wird aufgebraucht. Dies erfolgt aber bei den Mastgänsen, deren Körper mit Nährstoffen geradezu überladen ist, nur sehr langsam, die Tiere sind dann für das Jahr, in dem sie gemästet wurden, steril.

Nur durch ganz schwere äußere Schädigungen gelingt es, alle oder fast alle Eierstockseier bei einem Tier zu zerstören, d. h. die Tiere durch äußere Einflüsse unfruchtbar zu machen und zwar dauernd. Durch die Mast bei Gänsen gelingt dies nie. Bei allen meinen Versuchen gelang es nur bei weiblichen Hausmäusen, die in einer Außenwärme von 37° gehalten wurden. Bei ihnen gingen wirklich alle Primäreier zugrunde, die Tiere wurden Hitzekastraten (1924). Allerdings begann nach einiger Zeit bei diesen Mäusen das Keimepithel zu wuchern und es wäre immerhin denkbar, daß nach vollkommener Gewöhnung an die hohe Außenwärme auch diese Tiere wieder fruchtbar geworden wären.

Bei allen diesen Versuchen zeigt es sich also, ganz gleichgültig an welcher Tierart sie ausgeführt wurden, in ganz übereinstimmender Weise, daß durch die Mast, ebenso wie durch irgendwelche andere den Gesamtkörper schädigende Einflüsse die Eierstöcke in ihrer Tätigkeit schwer beeinträchtigt werden. Die einzelnen Follikel zeigen deutliche krankhafte Veränderungen, die um so stärker sind, und um so eher auftreten, je weiter sie in der Entwicklung fortgeschritten waren.

Ganz Ähnliches lehren nun auch meine Versuche an männlichen Tieren, wobei von vornherein zu betonen ist, daß die männlichen Keimzellen ganz allgemein viel widerstandsfähiger sind als die weiblichen, eine Tatsache, die ich bei allen untersuchten Arten feststellen konnte, die ich also wohl als Regel oder sogar als Gesetz bezeichnen darf. Der Unterschied ist in der verschiedenen Art der Ausbildung der beiden Formen der Geschlechtszellen begründet.

Wenn ich zunächst gleich an die Hitzeversuche anschließe, so zeigen die Hoden der in hoher Außenwärme gehaltenen Mäuse bei einer Temperatur von 37° anfangs sehr starke Veränderungen, fast das gesamte Keimepithel geht zugrunde. Schon nach verhältnismäßig kurzer Zeit erholen sich die Drüsen aber, und dann beginnt die Keimzellenbildung von neuem. Die Schädigung ist hier in der ersten Zeit sehr stark und betrifft gleichzeitig alle Arten der Samenbildungszellen, bis auf die unausgebildeten indifferenten Ursamenzellen. Es läßt sich deshalb kein Unterschied im Verhalten der einzelnen Entwicklungszustände feststellen. Einen solchen erkennt man aber sehr deutlich bei den Mastversuchen. Hier verhalten sich die Samenzellen ähnlich wie die Follikel im Eierstock. Werden die Tiere in der Zeit der Geschlechtsruhe gemästet, wenn der Inhalt der Hodenkanälchen fast ausschließlich aus unentwickelten Samenzellen besteht, so ist die Schädigung nicht sehr tiefgreifend. Die Mast genügt dann zwar, um die Keimzellenentwicklung zu hemmen, sobald aber mit der zwangsweisen Fütterung ausgesetzt wird, magern die Tiere rasch ab und die Samenbildung setzt dann kräftig ein. Es erscheint aber doch wahrscheinlich, daß selbst durch eine Mast in der Geschlechtsruhe die Befruchtungsfähigkeit der Tiere beeinträchtigt wird. Beginnt die überreichliche Nahrungszufuhr aber erst nachdem die Samenbildung schon eingesetzt hat, oder erst dann, wenn die Tiere schon geschlechtsreif sind, so ist ihr Einfluß ein viel sinnfälliger. Dann treten schwere Veränderungen und Rückbildungserscheinungen auf und zwar werden von diesen die Samenbildungszellen um so stärker betroffen, je weiter sie in der Entwicklung fortgeschritten sind. Am schwersten verändert werden die reifenden Samenfäden und Spermatiden, dann die Präspermatiden und Spermatozyten, weit weniger die Spermatogonien, die sich in Teilung befinden, nicht, oder wenigstens nicht nachweisbar die unentwickelten Ursamenzellen.

Demnach sind die Vorgänge bei der Mastschädigung etwas anders als bei der Röntgenschädigung, die wir ja jetzt aus den Untersuchungen von Schinz und Slotopolsky (1925) genau kennen gelernt haben. Nach der Behandlung mit Röntgenstrahlen gehen in den Hoden zuerst die

Spermatogonien zugrunde, dann schließt sich eine Depopulation der Samenkanälchen an, wobei die vorhandenen Spermatozyten und Präspermatiden sich allmählich in Samenfäden verwandeln, also den begonnenen Reifungsvorgang noch vollenden. Ein Ersatz des Samenepithels kann dann, wenn die Schädigung keine allzu starke war, von den Sertolizellen aus erfolgen. Diese verwandeln sich, teilen sich und so entstehen neuerdings Spermatozyten und die übrigen Formen der Samenbildungszellen, schließlich auch reife Samenfäden. Im Gegensatz zu der früheren, im Anschluß an die Schädigung auftretenden Depopulation folgt jetzt, wie die beiden Forscher so schön sagen, eine Repopulation.

Bei der Röntgenschädigung verhalten sich die Keimzellen demnach etwas anders als in den von mir ausgeführten Versuchen. Dies mag daher rühren, daß bei der Bestrahlung die Hoden, und selbstverständlich auch die in ihnen enthaltenen Zellen durch die eindringenden Strahlen unmittelbar geschädigt werden und nicht, wie in allen meinen Versuchen, nur auf dem Wege über den Gesamtkörper. Ich habe ja bei meinen früheren Ausführungen deutlich gezeigt, daß durch alle die Schädigungen, denen ich meine Versuchstiere aussetzte, die Keimzellen niemals unmittelbar betroffen werden, sondern erst auf dem Wege über den Gesamtkörper. Dieser ist seinerseits durch die veränderte Umgebung umgestaltet worden. Ich habe dabei auch darauf hingewiesen, daß auf dem gleichen Wege offenbar auch irgendwelche Änderungen, die am Körper der Eltern durch die veränderte Umgebung gesetzt werden, auf die Keimzellen und damit auf die Nachkommen übertragen werden können und habe diesen Vorgang als körperliche Gleichbeeinflussung (somatogene Parallelinduktion) bezeichnet. Es erübrigt sich, hier noch einmal darauf einzugehen.

Wohl aber muß ich mich noch etwas mit den Unterschieden beschäftigen, die sich im Verhalten der beiden Geschlechter finden. Wird doch unter sonst gleichen Bedingungen der Eierstock und in ihm besonders die großen, reifenden Follikel viel leichter und schwerer geschädigt, als die Samenzellen in den Hoden. Ich habe dabei schon immer darauf hingewiesen, daß diese Tatsache sich ungezwungen in der verschiedenen Art der Tätigkeit der beiderlei Keimdrüsen erklären läßt. Im Eierstock werden bei den höheren Arten nach der Geburt bzw. nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei keine neuen Keimzellen mehr gebildet, nur die schon vorhandenen Ureier reifen in ihm heran und sammeln große Mengen von Nährstoffen in sich. Lediglich die Follikelepithelzellen vermehren sich stärker. Bei dem Wachstum der Eizellen, das ja sehr rasch vor sich geht — ich erinnere daran, daß ein Follikel beim Huhn

in 5—8 Tagen von einem Durchmesser von 8—9 mm auf einen solchen von 34—40 mm heranwächst und dabei seinen Rauminhalt von etwa 270 cmm auf 25 000 cmm und mehr vergrößert —, werden die aus dem Gesamtkörper aufgenommenen Stoffe offenbar nicht so gut verarbeitet, irgendwelche im Gesamtkörper kreisenden schädlichen Stoffe werden unmittelbar in die Eizellen aufgenommen und können dort ihre nachteilige Wirkung besonders gut entfalten. Daher macht sich hier die Schädigung besonders deutlich geltend und zwar um so stärker, je rascher die einzelnen Follikel wachsen, am stärksten bei den ganz großen, bei denen das Wachstum ja fast als überstürzt bezeichnet werden kann.

In den Hoden dagegen werden, wenn die Geschlechtsreife einmal erlangt ist, dauernd neue Zellen in großer Menge gebildet. Wie rege die Hodentätigkeit besonders beim Menschen ist, mag aus folgender Zusammenstellung hervorgehen. Nach BONNET (1920) bringt ein Mann während seiner zeugungsfähigen Jahre etwa 340 Billionen Samenfäden hervor. Rechnet man die zeugungsfähigen Jahre vom 18. bis zum 68., also auf rund 50 Jahre, so entstehen jährlich in den Hoden 6,8 Billionen Samenzellen, das ist $1^1/_2$mal so viel, als der ganze Körper Zellen enthält, soll doch die Gesamtzahl aller Körperzellen nach FRANKE ungefähr 4 Billionen betragen. Diese Zahlen sind zweifellos ungenau, vor allem müssen die Angaben BONNETS richtig gestellt werden. Im Kubikmillimeter Ejakulat sind bekanntlich rund 60 000 Samenfäden enthalten, im ganzen Ejakulat durchschnittlich nach LODE (1891), dessen Angaben anscheinend ziemlich genau sind, 226 257 000 Samenfäden. Rechnet man nach der LUTHERschen Hausregel, daß ein Mann im Jahre etwa hundertmal geschlechtlich verkehrt, so ergeben sich als Erfolg der Hodentätigkeit in einem Jahre etwa 22 600 000 000 Samenfäden, in 50 Jahren etwa 110 Milliarden, also weit weniger als dies der Berechnung von BONNET entspricht. Vergleicht man damit aber die Zelltätigkeit in anderen Organen des Körpers, so erkennt man doch, wie sehr sich die Hoden von diesen unterscheiden. Vor allem wird aus diesen Zahlen auch der Unterschied zwischen den Hoden und Eierstöcken besonders sinnfällig.

Bei Tieren liegen die Verhältnisse zum Teil noch anders, so besonders bei den Vögeln, deren Fruchtbarkeit schon ARISTOTELES bekannt war. Man bedenke nur, daß die Hoden eines kräftigen Hahnes nicht viel kleiner sind als die eines Menschen. Bei einem Menschen wiegen ja die Hoden nach VIERORDT (1906) 15—24,2 g. Ähnliche Zahlen habe ich auch bei Hähnen gefunden, bei einem vierjährigen Lachshahn wogen beide Hoden sogar zusammen 67 g. DISSELHORST weist (1908) darauf hin, daß bei einem von ihm untersuchten Hauserpel die Hoden 8 cm

lang, $4^1/_2$ cm breit und 4 cm dick waren, also ebenso groß wie diejenigen eines zehnendigen, während der Brunst erlegten Hirsches. ETZOLD (1891) berechnet sogar, daß beim Haussperling während der Fortpflanzungszeit die Hoden 2 % des Körpergewichtes ausmachen. Bedenkt man dabei noch, wie ungemein rege die Samenbildung im Vogelhoden ist, weit lebhafter als bei den Säugern oder beim Menschen, und zieht man in Betracht, wie lange die Fortpflanzungszeit bei manchen Arten, so besonders beim Sperling oder gar bei den hochgezüchteten, dauernd brünstigen Haushähnen währt, so kann man sich ungefähr eine Vorstellung davon machen, wieviel Zellen im Hoden dieser Arten im Verlaufe eines Jahres neu gebildet werden, sicherlich weit mehr als die Gesamtmenge des Körpers ausmacht. Im Gegensatz dazu ist die Zellentwicklung in den Eierstöcken nicht so lebhaft, ungeachtet der Tatsache, daß gerade bei Vögeln von den Eierstöcken und Eileitern sehr große Massen abgesondert werden. Bei ihnen handelt es sich aber um nichts anderes, als um eine besondere Art von Sekreten, die wir ähnlichen Erzeugnissen anderer Drüsenarten gegenüberstellen dürfen. Denn der in den Follikeln abgesonderte Dotter ist ja nichts anderes als ein Sekret der Follikelepithelzellen, das Eiweiß und die Schale sind eine Absonderung des Legdarmes. Ihre Mengen können allerdings recht erheblich sein, wie folgende Berechnung lehrt. Ein Hühnerei wiegt im Durchschnitt nach den klassischen Angaben von C. VOIT 51,1 g. Davon entfallen 16,9 g auf den Dotter. Eines der von mir gehaltenen Hühner, das ein Gewicht von 1280 g besaß, legte in einem Jahre 304 Eier ab, eine Höchstleistung, die nur bei bester Fütterung und bester Pflege von besonders dazu geeigneten Rassen zu erzielen ist. Das Gesamtgewicht aller in einem Jahre abgelegten Eier betrug demnach 15534,4 g, das ist ungefähr das 12fache des Körpergewichtes. Der Eierstock sondert dabei 5137,6 g ab, das ist immerhin noch das Vierfache des Körpergewichtes. Offenbar werden dabei aber im Verhältnis nicht soviel neue Stoffe verarbeitet, wie bei der Neubildung von Zellen, bei der sicher weit mehr Stoffe umgestaltet werden, als rein räumlich gedacht zum Aufbau der Zellen selbst notwendig sind. Dies lehrt ja auch die Erfahrung, die bei rasch wachsenden, bösartigen Geschwülsten gemacht wird, ebenso wie diejenigen, die wir an männlichen Tieren sammeln können. Der Kapaun braucht weniger Futter als der Hahn und wird doch um 50 % schwerer. Beim Hahn geht, wie der Tierzüchter so richtig sagt, fast das ganze Futter in die Hoden (COLLIGNON 1925). Diese zehren, ähnlich wie eine bösartige Geschwulst oder wie der sich entwickelnde Keimling im Körper der Mutter am Körper ihres Trägers, es sind gewissermaßen selbständige Bildungen, die sich bis

zu einem gewissen Grade auch unabhängig vom Zustand des Gesamtkörpers erhalten können und nur dann die Samenbildung ganz oder teilweise einstellen, wenn der Gesamtkörper sehr schwer geschädigt wird.

Auffallend ist dabei immer wieder, dies tritt ja bei allen Versuchen deutlich zutage, in welch tiefgreifender Weise gerade zu starke Ernährung die Keimdrüsentätigkeit hemmt. Daß die von mir ermittelten Veränderungen an den Keimdrüsen dabei nur alte Erfahrungen der Tierzüchter erklären und beweisen, habe ich schon früher betont. Mastrassen eignen sich niemals gut zur Zucht. Die schweren, zu starkem Fleischansatz neigenden Rassen der Haushühner legen zwar im allgemeinen viele Eier, doch sind diese schlecht befruchtet. Ganz Ähnliches berichtet Beneke (1883) über die Forellen. Mastforellen sind zur Zucht ungeeignet, obwohl sie sehr gut legen. Die von ihnen abgelegten Eier sind vielfach unbefruchtet und entwickeln sich ganz allgemein nicht so gut, wie die von mageren Fischen. Weitere Beispiele dafür habe ich in meinen früheren Arbeiten gebracht.

Ich möchte hier aber noch besonders darauf hinweisen, daß gerade die Befunde meiner Mastversuche auch die Beurteilung der Unfruchtbarkeit des Menschen erleichtern können. In den letzten Jahrzehnten mehren sich die Klagen der Nationalökonomen und Rassehygieniker über die Unfruchtbarkeit, die bei allen Kulturvölkern, besonders aber bei den Bewohnern der Großstädte in erschreckendem Maße um sich greift. Zum Teil ist die Unfruchtbarkeit sicher gewollt, durch das allgemeine Elend und die Wohnungsnot bedingt, zum Teil aber — die Frauenärzte wissen ein Lied davon zu singen —, wird der Mangel an Kindern auch sehr unangenehm empfunden. Er tritt bei Bewohnern der Stadt viel deutlicher in Erscheinung als bei der Landbevölkerung, muß also zum Teil sicher in der verschiedenen Lebensweise begründet sein.

Die Landbewohner bewegen sich mehr in der frischen Luft. Sie müssen sich dabei körperlich stark anstrengen, ihre Ernährung ist einfacher. Außerdem werden sie nicht so sehr durch aufregende Theater, Filmschauspiele und Ähnliches geschlechtlich erregt. Im Gegensatz dazu sehen wir, daß bei der Stadtbevölkerung schon die Jugend in frühen Jahren geschlechtlich erregt wird durch allerhand ungeeigneten Lesestoff, durch Auslagen in den Schaufenstern, durch Anpreisungen in den Zeitungen. Die starke Inanspruchnahme durch die Schule bedingt eine mehr sitzende Lebensweise. Dazu kommt noch, daß die Stadtbevölkerung, wenigstens die wohlhabenderen Kreise, weit mehr und zum Teil auch weit fettbildendere Nahrung zu sich nehmen, als die Bevölkerung auf dem Lande.

Sehr viele Stadtbewohner essen häufig, ja fast regelmäßig mehr als nötig. Die vielen Genüsse, die sich dauernd bieten, regen ja immer wieder zu neuer Nahrungsaufnahme an und so werden die Menschen richtig gehend gemästet. Ungeachtet der jetzt herrschenden Mode, die ja besonders bei der Frau auf schlanke Formen abzielt, überzeugt ein Gang durch jede Großstadt, daß hier weit mehr dicke und sehr dicke Menschen leben, als auf dem Lande. Berücksichtigt man nun, wie stark beim Tier die Keimdrüsentätigkeit durch die Mast beeinträchtigt wird, so läßt sich ermessen, wie schwer auch beim Menschen die gleichen Ursachen wirken und auch hier werden wieder die Eierstöcke stärker als die weit widerstandsfähigeren Hoden durch diese übermäßige Ernährung geschädigt. Der Erfolg an den Keimdrüsen wird noch gesteigert durch die ungesunde Lebensweise, durch die nervöse Hast und Unruhe, den Aufenthalt in dunklen, wenig gelüfteten Räumen, im Vergleich zu denen die Schädigungen durch den Alkohol, obwohl sie zweifellos auch mit ins Gewicht fallen, doch nicht so sehr in Frage kommen. Alle die Einzelschädigungen, die ich in meinen Versuchen einzeln an den verschiedenen Tierarten erprobt habe, nervöse Erregung, ungeeignete Beschaffenheit des Aufenthaltsortes, Giftwirkung und zu starke Ernährung wirken also gleichzeitig auf die Keimzellen des Großstadtmenschen ein und zwar zum Teil schon auf die Kinder im Entwicklungsalter, also dann, wenn sie am empfindlichsten sind.

Ich darf diesen Einfluß des Großstadtlebens wohl noch an einem Beispiel auseinandersetzen, das besonders sinnfällig ist, nämlich an einer derjenigen Menschenrassen, die an und für sich stark zum Fettansatz neigt. Zu diesen gehören besonders die Juden. Bei ihnen sind die Weiber im Gegensatz zu den Deutschen im Durchschnitt schwerer als die Männer, weil sie stark zum Fettansatz neigen. An ihren gewöhnlichen Aufenthaltsorten in Polen leben die Ostjuden meist unter sehr spärlichen Verhältnissen, sie müssen redlich arbeiten und sich plagen, essen meistens schlecht, weil sie das verdiente Geld zum größten Teil sparen. In solchen Gegenden nun sind die Juden wegen ihrer Fruchtbarkeit bekannt. Jede Ehe hat 8 bis 12 oder noch mehr Kinder, man sieht in Polen und Galizien auch nur selten fette Judenfrauen. Ganz anders, wenn diese Ostjuden in die deutschen Großstädte kommen und dort, wie dies ja meist der Fall ist, in kurzer Zeit sehr viel Geld verdienen. Dann lassen sie sich alle Genüsse der Großstadt in reichlichem Maße zukommen und die Folge davon ist die allgemein bekannte Erscheinung, daß gerade die Juden in den deutschen Großstädten durch ihre übermäßige Körperfülle auffallen. Diese Erscheinung macht sich häufig genug

schon bei ganz jungen Juden geltend. Damit steht es in Zusammenhang, daß die jüdischen Ehen in den Großstädten meist sehr arm an Kindern sind, ungeachtet des besonders regen Geschlechtstriebes der Juden sollen in Berlin 50% der jüdischen Ehen überhaupt steril sein. Vergleicht man die fetten Judenmädchen der Großstädte mit den mageren, sehnigen Judenmädchen Ostgaliziens, beobachtet man, wie in den Großstädten schon die jungen Mädchen im Alter von 14 bis 18 Jahren, also bevor sie noch in die Ehe treten, größtenteils ungemein reich an Körpergewicht sind, so ist es naheliegend, hier auch von steril gemästeten Frauen zu reden. Dabei soll aber nochmals betont werden, in welch schädigender Weise die Mast gerade hier durch andere, ungünstige Einflüsse, die den Körper und die Geschlechtsorgane treffen, unterstützt wird. Es ist hier nicht der Platz, näher auf diese Tatsachen einzugehen.

Zu erwähnen sind hier aber noch die Untersuchungen, die von einer ganzen Reihe von Physiologen ausgeführt wurden, und die gleichzeitig den hohen Einfluß der Ernährung nicht nur auf den Gesamtkörper, sondern vor allem auf die Tätigkeit der Keimdrüsen beweisen. Ausführliche Angaben darüber finden sich in den schönen Zusammenfassungen von STEPP (1917) und HOFMEISTER (1918). Besonderer Erwähnung bedürfen hier zunächst die Versuche von LANGSTEIN und EDELSTEIN (1917/18). Die beiden Forscher fütterten Ratten mit künstlichen Nahrungsgemischen. Dabei wuchsen die Tiere nur schlecht, eine Besserung der Gewichtszunahme trat aber ein, wenn der Nahrung Malzextrakt, Hefe, Kleie, Milch oder Grünkohl zugesetzt wurde. Die Tiere wurden dann geschlechtsreif und pflanzten sich fort. Die Jungen der Heferatten und solche von Rübölratten waren jedoch nicht lebensfähig. Dies weist auf eine Schädigung der Keimdrüsen hin, die durch die Nahrung erfolgt ist, noch mehr lehren dies aber die Ergebnisse der Versuche, die ABDERHALDEN (1919) mitteilt. Er fütterte Ratten mit geschliffenem Reis und stellte dabei fest, daß Tiere, die ausschließlich mit dieser Nahrung mehr als 2 Monate lang gefüttert wurden, sich im allgemeinen nicht mehr fortpflanzen. Bei den Männchen war aber der Geschlechtstrieb auch dann noch lebhaft vorhanden, wenn sie am Körper Zeichen von alimentärer Dystrophie zeigten, wie Haarausfall, Knötchen, Ausschlagbildung und Bindehautentzündung. Wenn Weibchen befruchtet wurden, so starben die Jungen vielfach schon kurze Zeit, nachdem sie geworfen worden waren. Störend wirkte bei den Versuchen allerdings, daß die nur mit Reis gefütterten Mütter ihre Jungen sehr häufig verzehrten. Besonders wichtig erscheint mir das Ergebnis des folgenden Versuchs. Ein weißes Weibchen, das 10 Monate

alt war, hatte drei normale Würfe mit acht, zehn und neun gesunden Jungen gebracht. Es wurde mit einem 8 Monate alten gesunden Männchen gepaart, nachdem beide Tiere vorher 4 Wochen lang nur mit geschältem Reis gefüttert waren. Nach gewöhnlicher Trächtigkeit warf das Weibchen vier Junge, die sich 10 Tage lang normal entwickelten, dann aber im Wachstum zurückblieben. Durch Zugabe von Milch und besonders Spinat gelang es, das Wachstum zu bessern, so daß die Tiere im Alter von 2 Monaten nicht von gewöhnlichen Gleichaltrigen zu unterscheiden waren. Von den Tieren pflanzte sich ein Männchen und ein Weibchen in der gewöhnlichen Weise fort. Zwei Weibchen waren ganz unfruchtbar und starben im Alter von 2 Jahren, ohne geworfen zu haben. Dies lehrt deutlich, daß durch die ungeeignete Ernährung nicht nur die Tiere selbst, sondern auch ihre Nachkommen in der Tätigkeit der Keimdrüsen beeinträchtigt werden können. Auch in diesen Versuchen zeigt es sich, daß die Weibchen früher und stärker geschädigt werden als die Männchen, was nach den Ergebnissen der hier mitgeteilten Befunde nur eine Selbstverständlichkeit ist. Wurden die Eltern ausschließlich mit Mais gefüttert, so wurden die Weibchen nach 4—10 Wochen nur selten trächtig und zwar auch dann nicht, wenn sie mit einem Männchen gepaart wurden. das in gewöhnlicher Weise gefüttert worden war. Dagegen waren die Männchen auch nach achtwöchentlicher ausschließlicher Maisfütterung noch imstande, gewöhnlich ernährte Weibchen zu befruchten. Es ist schade, daß bei allen diesen Versuchen ABDERHALDENS die Keimdrüsen nicht mikroskopisch untersucht wurden.

In einem gewissen Gegensatz zu meinen Befunden über das Verhalten der Keimdrüsen bei überreichlicher und sehr spärlicher Ernährung scheinen die Beobachtungen zu stehen, die STEFKO (1924) an der hungernden Bevölkerung von Rußland erhoben hat. Er untersuchte die Keimdrüsen bei beiden Geschlechtern; die festgestellten Veränderungen sind verschieden, je nach dem Lebenalter, »dem Charakter und der Dauer des Hungers, beim Knaben auch verschieden, je nachdem der Hoden im Scrotum oder Leistenkanal liegt«. Offenbar können die Hoden schlechtgenährter Knaben während der Entwicklungszeit in den Leistenkanal zurücktreten, so daß sich »sekundärer Kryptorchismus« ausbildet. Meist tritt dies im Alter von 12—13 Jahren ein. Als Folge des Hungers geht im Hoden der Kanälchenanteil zugrunde, das Bindegewebe wuchert. Bei geschlechtsreifen Männern kommt die Samenbildung zum Stillstand, vielfach werden die Samenfäden von Sertolizellen »gefressen und verdaut«. Zwischenzellen sind bis zum Alter von 12—13 Jahren meist in nur geringer Zahl vorhanden, nach dieser Zeit in größerer Menge.

Mit der Rückbildung des Kanälchenanteils steht, unabhängig von der Entwicklung der Zwischenzellen, die unvollständige Ausbildung der Geschlechtsorgane in Zusammenhang.

Beim Weib reifen als Folge des Hungers keine Eizellen heran, es finden sich nur wenige, weit voneinander liegende Primärfollikel, schließlich entartet der Eierstock bindegewebig, auch »die Entwicklung der interstitiellen Drüse bleibt zurück«. In vielen Fällen konnten in den Eierstöcken überhaupt keine Follikel und keine gelben Körper nachgewiesen werden.

Hier handelt es sich um die Folgen langanhaltender, ungemein schlechter Ernährung, durch sie wird, besonders bei Kindern und in der Zeit der Reife, die Keimzellenbildung schwer geschädigt. Die Befunde zeigen auch wieder das verschiedene Verhalten der Keimdrüsen bei beiden Geschlechtern. Zum großen Teil sind die festgestellten Veränderungen wohl, wie STEFKO selbst in einer kurzen Schlußbemerkung annimmt, durch den Mangel an Vitaminen bedingt, außerdem stellten sich aber bei der russischen Bevölkerung als Folge der während vieler Jahre ganz ungenügenden Ernährung so schwere Schädigungen des Gesamtkörpers ein, daß dabei wohl alle Organe beeinträchtigt wurden. Die an den Keimdrüsen festgestellten Veränderungen sind dann die Folge des schlechten Allgemeinzustandes und des Vitaminmangels, sie stehen deshalb nicht im Gegensatz zu meinen Beobachtungen.

Meine Versuche haben also im ganzen gezeigt, wie stark die Tätigkeit der Keimdrüsen durch die äußeren Verhältnisse beeinträchtigt wird, unter denen sich das Tier befindet. Die im Freien lebenden Arten sind ausschließlich oder doch zum allergrößten Teil periodisch brünstig, sie paaren sich nur in der Zeit, die für die spätere Geburt und Aufzucht der Jungen die günstigsten Bedingungen voraussetzt. Bei den meisten Vögeln und denjenigen Arten der Säuger, die nur kurz trächtig sind, liegt diese Zeit gewöhnlich im Frühjahr (bei manchen Vögeln aber auch im Winter, ich erinnere an Kreuzschnabel und Tannenhäher). Bei den Arten, die lange tragen aber richtet sich die Paarung und Brunstzeit ganz nach der Zeit, in der eben der Wurf am meisten Aussicht hat, durchzukommen, so fällt die Brunst des Rehwildes in den Hochsommer, die des Rotwildes in den Herbst.

Bei Tieren, die in Gefangenschaft gehalten und durch die Pflege des Menschen vor größeren Schwankungen in der umgebenden Wärme ebenso geschützt werden wie vor stärkeren Schwankungen der Ernährung,

können sich die Verhältnisse stark verschieben. Entweder in der Art, daß Tiere, die sich sonst nur zu einer ganz bestimmten Jahreszeit paaren, auch in anderen Monaten Brunsterscheinungen zeigen und sich fortpflanzen. Dies sehen wir besonders häufig bei Amphibien, die im Zimmer gehalten werden, sie paaren sich manchmal im Herbst, ja nach längerem Aufenthalt im Aquarium kann man sie unter günstigen Bedingungen sogar zweimal im Jahre zur Fortpflanzung bringen. Bei den meisten Haustieren erkennen wir des weiteren, daß sie unter dem Einfluß der menschlichen Pflege dauernd brünstig geworden sind. Ich erinnere nur als allgemein bekannt an das Hauskaninchen, das im Gegensatz zum Wildkaninchen sich während des ganzen Jahres fortpflanzt. Bei ihm und bei einigen anderen Arten, wie zum Beispiel beim Menschen selbst trifft dies für beide Geschlechter zu, auch beim Rind und Pferd können, wir Ähnliches beobachten, obwohl beim Pferde noch ein Anklang an die frühere Brunstzeit zu erkennen ist. Bei anderen Arten, z. B. beim Hunde und beim Schaf sehen wir, daß die männlichen Tiere dauernd brünstig geworden sind, während die Weibchen noch den ursprünglichen Ablauf der Geschlechtstätigkeit erkennen lassen, auch dann, wenn sie nicht belegt werden. Sie werden nur zu bestimmten Zeiten des Jahres brünstig, wenn eine Brunst vorübergeht, ohne daß die Tiere belegt werden, so verstreicht bis zum Auftreten der nächsten Brunst oft ein halbes oder ein volles Jahr.

Beim Haushahn erkennen wir, wie schon erwähnt, daß ein Teil der Tiere noch Anklänge an den ursprünglichen Zustand zeigen. Bei ihnen bilden sich die Hoden während der Mauser noch zurück. Bei vielen, ja man kann sagen, bei den meisten Hähnen aber ist dies nicht mehr zu erkennen, sie sind unter dem Einfluß der Pflege auch geschlechtlich vollkommen domestiziert, und dadurch dauernd brünstig geworden. Wohingegen sich bei den Weibchen, selbst bei den ganz hochgezüchteten Rassen, die 200 bis 300 Eier im Jahre ablegen und überhaupt nicht mehr brüten, immer noch deutliche Anklänge an die im Freileben vorherrschenden Verhältnisse finden, indem während der Mauser die Eiablage stillsteht und sich die Eierstöcke zurückbilden[1]. (Nebenbei sei auch erwähnt, daß sich der Federwechsel beim Haushahn anders vollzieht als bei dem wilden Stammvater, dem Bankiwahuhn. Dieses mausert zweimal im Jahre, das Haushuhn aber nur einmal. Daß dieser Wechsel sich zum Teil unter dem Einfluß der Keimdrüsentätigkeit vollzieht, geht aus dem Umstand hervor, daß Kapaunen vielfach zweimal im Jahre mausern, also wieder das Verhalten der wilden Stammväter zeigen,

[1] Vergleiche hierzu jedoch die Anmerkung auf S. 543.

denen sie übrigens auch im Körperbau und im Verhalten des Kammes und der Bartlappen gleichen. Vielleicht wird bei den Haushühnern und Hähnen der Körper durch die starke Keimdrüsentätigkeit zu sehr in Anspruch genommen, als daß er noch den eingreifenden, doppelten Federwechsel vertragen kann. Das Gefieder des Haushahnes wird ja auch nicht so stark abgenützt wie das des Wildhahnes. Werden dann die Keimdrüsen entfernt, so fällt ihr Einfluß auf den Körper fort, und dann zeigt das Gefieder wieder das ursprüngliche Verhalten.)

Gerade die starken Veränderungen, die wir im Verhalten der Keimdrüsen bei den Haustieren sehen, zeigen deutlich wie sehr die veränderten äußeren Bedingungen die Fortpflanzungstätigkeit beeinträchtigen und zwar auf dem Wege über den Gesamtkörper. Sie sind auch die Ursache dafür, daß freilebende Arten sich in der Gefangenschaft vielfach gar nicht oder nur schlecht fortpflanzen, eine Tatsache, auf die schon Darwin in vielen seiner Werke hinweist. Vor ihm klagten schon im Mittelalter die Falkner darüber, daß die zur Beizjagd verwendeten Raubvögel sich in der Gefangenschaft nicht fortpflanzen, man mag sie so gut und natürlich ernähren, wie man will. Zum Teil spielen dabei Klimaeinflüsse eine Rolle und zwar besonders dann, wenn irgendwelche Tiere aus fremden Gegenden in andere Länder überführt und dort gefangen gehalten werden. Dies geschieht besonders in den Tiergärten. Massenhafte Beispiele beweisen, wie sehr ein verändertes Klima die Fortpflanzungstätigkeit beeinflussen kann. Es kann auch im günstigen Sinn sein, so vermehrt sich der Haussperling und das europäische Kaninchen in Amerika geradezu in unheimlicher Weise, ebenso die Bisamratte in Europa. Bei diesen Arten wurde die Fortpflanzungstätigkeit durch den Wechsel des Aufenthaltsortes gesteigert, in den meisten Fällen ist das Umgekehrte der Fall und zwar gerade domestizierte Formen lassen sich häufig recht schlecht an andere Klimata gewöhnen.

Ich will hier nur kurz auf das oft angeführte Beispiel des indischen Elefanten hinweisen, der als Haustier in aller Herren Länder ein hohes Alter erreicht, körperlich vollkommen kräftig und gesund ist und deshalb auch zu schwerer Arbeit verwendet werden kann. Trotzdem ist er in der Gefangenschaft im allgemeinen unfruchtbar. Die wenigen Ausnahmen, deren erste wohl im Wiener Zoo eintrat, beweisen nur, wie ungemein geschickt unsere Tiergärtner in der Pflege ihrer Schützlinge sind. Daß gerade beim Elefanten in der Hauptsache klimatische Einflüsse für die Unfruchtbarkeit verantwortlich zu machen sind, geht aus der schon von Crawfurt (1878) erwähnten Tatsache hervor, daß in der Heimat der Elefanten auf Ava »ihre Fortpflanzung in dem domestizierten

Zustande oder wenigstens im halbdomestizierten Zustande, in dem die Elefanten meistens gehalten werden, ein alltägliches Ereignis ist«.

Ja selbst bei schon domestizierten Arten ist der Einfluß des Klimas auf die Keimdrüsen oft deutlich zu erkennen, wenn sie in andere Gegenden gebracht werden. So sind nach ROULIN (1878) Schafe in den heißen Tälern der äquatorialen Kordillieren nicht fruchtbar und pflanzen sich meist überhaupt nicht fort. Diese Tatsache läßt sich leicht verstehen, wenn wir den, man darf ruhig sagen, verheerenden Einfluß berücksichtigen, den die erhöhte Außenwärme auf die Keimdrüsen ausübt, wenn wir z. B. sehen, daß schon bei 32—34 ° die Keimdrüsen von Versuchsmäusen schwer geschädigt werden, bei 37 ° aber die Männchen vorübergehend, die Weibchen dauernd steril sind. Nach ROULIN legten Gänse: »welche auf das luftige Plateau von Bogota gebracht wurden, meist nur ganz selten und dann nur wenig Eier. Von diesen wurde kaum 1/4 ausgebrütet und die Hälfte der jungen Vögel starben«. Man braucht ja überhaupt nur die Einbürgerungsgeschichte irgendeiner Tierart zu verfolgen und sieht immer, daß es große Schwierigkeiten gemacht hat, die Tiere unter den neuen Verhältnissen zur Fortpflanzung zu bringen. Hat es doch selbst beim Kanarienvogel, der jetzt als deutsches Haustier im besten Sinne des Wortes bezeichnet werden muß, nach BECHSTEIN (1872) sehr lange gedauert, bis er in Europa vollkommen fruchtbar war.

So hat es wohl bei allen Arten, die der Mensch zu seinem Hausgenossen gemacht hat, lange Zeit gedauert, bis sie sich in der Gefangenschaft wirklich auch fortpflanzten. Bei einzelnen, z. B. bei den zur Jagd verwendeten Falken, die wir ja auch als Haustiere bezeichnen müssen, ist es niemals gelungen. Bei anderen, z. B. dem Elefanten, gelingt es nur selten, bei wieder anderen schließlich, nämlich bei allen den Arten, die vollkommen zu Haustieren geworden sind, bei denen der Mensch auch die Fortpflanzungstätigkeit überwacht und regelt, hat sich die ursprüngliche, bei der wilden Form vorhandene Art der Fortpflanzung vollkommen angepaßt; unter dem Einfluß der Zuchtwahl durch den Menschen haben diese Tiere nicht nur ihre Körpergestalt und ihre einzelnen Fähigkeiten in weitgehender Weise abgeändert, sondern auch eine oft sehr erhebliche Umgestaltung ihres Geschlechtslebens erfahren. Ich will hier nicht weiter auf den erheblichen Einfluß eingehen, den die Haustierwerdung (Domestikation) gerade auf die Keimdrüsen ausgeübt hat und immer noch ausübt. Die Hühner, bei denen die Eier zu Nutzzwecken verwendet werden, bieten hierfür ja ein besonders schönes Beispiel. Ich will auch nicht noch einmal darauf hinweisen, in welcher Weise sich die Ergebnisse meiner Befunde zur Deutung von

Vererbungsvorgängen verwenden lassen. Dies habe ich ja früher schon oft genug getan.

Der Umstand aber, daß die Keimdrüsen in ihrer Tätigkeit tiefgreifend beeinträchtigt werden, wenn ihr Träger in veränderte äußere Bedingungen gebracht wird, zeigt deutlich, wie stark auch die Nachkommenschaft von der Umgebung, in der sich die Eltern befanden, beeinflußt werden kann, oder besser gesagt, beeinflußt werden muß, und läßt uns auch Vermutungen darüber anstellen, in welcher Weise diese Veränderungen erfolgt sind. Ich habe sie durch körperliche Gleichbeeinflussung zu erklären gesucht, die überall da angewendet werden kann, wo die Form oder Tätigkeit eines Lebewesens durch veränderte äußere Bedingungen umgestaltet worden ist.

An der Tatsache, daß die einzelnen Arten des Tier- und Pflanzenreiches, die heute die Erde bevölkern, früher anders gebaut waren als jetzt, daß sie sich also im Verlaufe der Zeiten Hand in Hand mit den Umgestaltungen, die die Oberfläche der Erde erfahren hat, selbst verändert, entwickelt haben, kann heute kein Mensch, der naturwissenschaftlich denkt, mehr zweifeln. Über die Art aber, wie diese Umgestaltung erfolgt ist, bestehen noch verschiedene Ansichten. Nur das eine ist sicher, daß die Veränderungen mittelbar oder unmittelbar durch die Umgestaltungen der Erdoberfläche, also der Umgebung bedingt waren. Da sich die Oberfläche der Erde in geographischer und klimatischer Hinsicht aber zumeist nur langsam umgestaltet hat, so konnten sich auch die Tiere und die Pflanzen, die sie bevölkern, im gleichen Maße langsam verändern, ein Vorgang, der im Sinne WEISMANNS vielleicht auch nur durch die Auswahl der Besten, auf Grund der vererbten Variabilität erklärt werden kann. Ich glaube allerdings, daß der unmittelbare Einfluß der Umgebung dabei eine weit höhere Rolle gespielt hat, als man heute vielfach anzunehmen geneigt ist. Arten, die sich nicht anpassen konnten, sind dabei zugrunde gegangen.

Besonders rasch und sinnfällig müssen die Umgestaltungen aber gewesen sein, wenn eine Art plötzlich in ganz veränderte Bedingungen gebracht wurde. In der Erdgeschichte mag dies manchmal bei großen Katastrophen der Fall gewesen sein; wie sich die einzelnen Arten dabei verhalten haben, entzieht sich unserem Urteil. Häufig genug sind aber Tiere und Pflanzen, früher und noch heute, plötzlich unter andere Bedingungen versetzt worden, nämlich dann, wenn eine wildlebende Art in der Gefangenschaft gehalten wurde und sich dort mehrere Generationen lang fortpflanzte. Es ist dabei gleichgültig, ob sie ganz zum Haustier gemacht wurde oder nicht. Jedenfalls sind bei der Überführung einer

Art in die Gefangenschaft zwei Möglichkeiten gegeben: entweder sie geht zugrunde, oder wird zumindestens unfruchtbar und erzeugt keine Nachkommenschaft, oder aber sie paßt sich den neuen Bedingungen an, wird fruchtbar und wird so ganz zum Haustier. Bei allen Haustierarten, ebenso bei den Nutzpflanzen, bei denen wir die wilde Stammform kennen, und dies ist bei sehr vielen der Fall, können wir den Einfluß der veränderten Umgebung, der Domestikation, der sich über einen meist nur kurzen Zeitabschnitt erstreckt, sehr gut verfolgen. Untersuchungen an Haustieren bieten deshalb wohl die beste Gelegenheit, Vererbungsfragen zu klären, weit bessere als die vielen MENDEL-Versuche, die in den letzten Jahren in so großer Anzahl ausgeführt worden sind. Diese bestätigen ja im großen und ganzen immer wieder die alte Regel, unsere Kenntnis von den Vererbungsvorgängen können sie nicht wesentlich erweitern. Es sei deshalb daran erinnert, daß schon DARWIN einen großen Teil, ja fast den größten seiner grundlegenden Beobachtungen an Haustieren ausgeführt hat und seit seiner Zeit verdanken wir viele unserer Kenntnisse von den Vererbungsvorgängen der Beobachtung domestizierter Tier- und Pflanzenarten. Untersuchungen an ihnen sind aber in der letzten Zeit nur wenig ausgeführt worden, mit Ausnahme der überaus gründlichen, umfassenden Arbeiten von KLATT (1919, 1923), die sich mit den am Haushund zu beobachtenden Domestikationserscheinungen beschäftigen.

Im letzten Teil seiner grundlegenden Untersuchung nimmt KLATT auch zu verschiedenen Vererbungsfragen Stellung und dabei auch zu vielen Versuchen, die in der letzten Zeit unternommen wurden, ja man kann fast sagen, die in mancher Hinsicht jetzt die Vererbungsforschung beherrschen; nämlich die Versuche, die bei Kreuzungen und anderen züchterischen Unternehmungen erzielten Ergebnisse mit denjenigen Erscheinungen in Zusammenhang zu bringen bzw. sie durch sie zu erklären, die bei der Zellteilung vor allem den Reifevorgängen der Geschlechtszellen beobachtet werden.

Dieses Bestreben gipfelt wohl in den weit ausgedehnten schönen Untersuchungen, die MORGAN und seine Schüler ausgeführt haben, es hat aber leider dazu geführt, daß die Vorgänge, die wir in den Zellen am Verhalten der Kernschleifen beobachten, in ihrer Bedeutung vielfach weit überschätzt wurden. Ja man kann ruhig sagen dadurch, daß Vererbungsforschung und Zellforschung in ungeeigneter Weise mit einander verquickt wurden, ist die Zellforschung in mancher Hinsicht stark gehemmt worden; vielfach ist es so weit gekommen, daß man ein unklares oder nicht ganz erforschtes Verhalten der Kernschleifen anläß-

lich der Reifeteilungen einfach so zu deuten und darzustellen versuchte, wie es den beobachteten Vererbungsvorgängen entsprechen könnte. Gerade der Untersuchungen über die Reifung der Keimzellen sind jetzt ungeheuer viele, ihre Ergebnisse lassen sich überhaupt kaum mehr überblicken, sie haben bei den einzelnen Arten so verschiedene Tatsachen gezeitigt, daß es heute ganz leicht ist für jede Anschauung, einen entsprechenden »Beweis aus dem Verhalten der Chromosomen« heranzuziehen, wenn man nur die geeignete Untersuchung herausgreift. Wie verwickelt das Verhalten der Kernschleifen aber ist, zeigen die vorsichtig zusammenfassenden Lehrbücher, vor allem dasjenige von HAECKER. Wie sehr andererseits die Anschauung eines einzelnen Forschers, der als besonderer Kenner des Gebietes gilt, im Verlauf weniger Jahre wechseln kann, ersieht man, um nur ein Beispiel herauszugreifen, wenn man die verschiedenen Auflagen des Lehrbuches der Vererbungslehre von GOLDSCHMIDT liest. In ihm wird zum Beispiel fast in jeder Auflage eine andere Ansicht über die Chromosomenkonjugation vorgetragen.

Gegenüber allen den Versuchen, heute schon irgendwelche Vererbungsvorgänge mit den im Mikroskop erkennbaren Veränderungen der Keimzellen zu deuten, läßt sich nur das eine feststellen, daß wir heute über die Vorgänge der Zellteilung und vor allem über die Reifung der Geschlechtszellen noch lange nicht genau genug unterrichtet sind, um mit ihnen auch nur einigermaßen die überaus feinen chemisch-physikalischen Umgestaltungen erklären zu können, welche die Grundlage des Vererbungsgeschehens bilden. Von vorsichtigen, ruhig urteilenden Forschern ist diese Ansicht immer schon vertreten worden und vor allem war es RUDOLPH FICK, der schon im Jahre 1907 vor einer Überschätzung der Chromosomen warnte und auch in der Folgezeit wichtige Beiträge zu den Vererbungsfragen geliefert hat. Erst kürzlich (1924) hat er erneut in einer umfassenden Arbeit seine Anschauung vertreten. Daß seine Meinung dann in recht unsachlicher Weise angegriffen wurde, beweist nur erneut, daß seine Gegner nicht imstande sind, sie mit Tatsachen zu widerlegen.

Ich darf deshalb an den Schluß dieser Arbeiten, die sich ja in der Hauptsache mit Vererbungsfragen beschäftigen, noch ein Wort des Mannes stellen, dem dieser letzte Teil zum 60. Geburtstage gewidmet ist:

»Selbstverständlich messe ich den tatsächlichen Ergebnissen der MENDEL-Forscher, sowohl den botanischen wie den zoologischen und ärztlichen, nicht zum wenigsten auch denen der MORGAN-Schule außerordentlich hohe Bedeutung für die Vererbungslehre bei, und ich bezweifle nicht, daß durch die jetzt so eifrig getriebenen plan- und zahlenmäßigen

Vererbungsforschungen unser Einblick in die Vererbungsvorgänge rasch vertieft worden ist. Ich bin aber überzeugt, daß der Chromosomenmendelismus über kurz oder lang allgemein als ein Irrweg in der Erklärung der Vererbungstatsachen erkannt werden wird.«

Halle a. S., den 1. Weinmond 1925.

Erwähnte Arbeiten.

ABDERHALDEN, E., 1919. Studien über den Einfluß der Art der Nahrung auf das Wohlbefinden des einzelnen Individuums, seine Lebensdauer, seine Fortpflanzungsfähigkeit und das Schicksal der Nachkommenschaft. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 175.

ANCEL, P. u. BOUIN, P., 1923. Les cellules séminales ont-elles une action sur les caractères sexuels? Compt. rend Soc. de Biol., Bd. 89.

BASCOM, K. F., 1925. Quantitative studies of the testis. I. Some observations on the cryptorchid testes of sheep and swine. Anat. record, Bd. 30.

BENEKE, 1883. Die Teichwirtschaft.

BENOIT, J., 1922. Sur une Méthode permettant de mesurer la masse absolue du tissue interstitiel testiculaire. Compt. rend. Soc. de Biol., Bd. 87.

—— 1922a. Sur les cellules interstitielles du testicule du coq domestique. Evolution et structure. Ebenda, Bd. 87.

—— 1922b. Sur les rapportes quantitatifs entre le tissu interstitiel testiculaire le tissue séminal et la masse du corps chez les oiseaux et quelques Mamifères. Ebenda, Bd. 87.

—— 1923. Sur les variations quantitatives des tissues interstitielles glandulaires et non glandulaires dans le testicule des Oiseaux à activité sexuelle périodique. Ebenda, Bd. 88.

—— 1923a. Sur les modifications cytologiques des cellules interstitielles du testicule chez les Oiseaux à activité sexuelle périodique. Ebenda, Bd. 88.

—— 1924. Recherches sur l'activité endocrinienne du testicule impubère chez les Gallinacées. Arch. d'Anatomie d'Histologie et d'Embryol., Bd. 3.

BECHSTEIN, 1872. Stubenvögel.

BLUHM, AGNES, 1924. Über einige Versuche bei Säugetieren, das Zahlenverhältnis der Geschlechter zu beeinflussen. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol., Bd. 16.

BÖKER, H., 1923. Der Gesang der Vögel und der periodische Ablauf der Spermiogenese. Journ. f. Ornithol., Bd. 71.

BONNET, R., 1920. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 4. Aufl. Berlin, P. Parey.

BRANCA, A., 1924. Les canalicules testiculaires et la spermatogénèse de l'homme. (Etude cytologique.) Arch. Zool. expér. général, Bd. 62.

BROMAN, J., 1912. Über geschlechtliche Sterilität und ihre Ursachen. Wiesbaden, J. F. Bergmann.

CENI, C., 1907. L'influence des centres corticeaux sur les phénomènes de la génération et la perpetuation de l'espèce. Recherches expérimentales. Arch. Ital. de Biol., Bd. 49.

—— 1908. Sur les rapportes fonctionelles internes entre le cerveau et les testicules. Ebenda, Bd. 49.

—— 1914. Die Genitalzentren bei Gehirnerschütterung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 39.

—— 1922. Der Einfluß der Sehkraft auf die Funktion des Hodens und auf die äußeren Geschlechtscharaktere. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 51.

COLLIGNON, P., 1924. Das Kapaunisieren. Die moderne Kastration der Junghähne und anderen Geflügels. Berlin, F. Pfenningstorff.

CRAWFURD, 1878. Embassy to the Cort of Ava, Bd. 1. Erwähnt nach DARWIN.

DARWIN, CH., 1878. Gesammelte Werke, besonders: Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Stuttgart, Deutsch von CARUS.

DISSELHORST, R., 1908. Gewicht und Volumszunahme der männlichen Keimdrüsen bei Vögeln und Säugern in der Paarungszeit. Unabhängigkeit des Wachstums. Anat. Anz., Bd. 32.

ETZOLD, 1891. Entwicklung der Hoden bei Fringilla domestica. Dr.-Arbeit.

FICK, R., 1906. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastard-Regeln. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 16.

—— 1920. Bemerkungen zur Vererbung erworbener Eigenschaften. Anat. Anz., Bd. 53.

—— 1923. Weitere Bemerkungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. 31.

—— 1924. Einiges über Vererbungsfragen. Abhandl. d. preuß. Akad. d. Wissensch., Phys.-math. Kl., 1924, Nr. 3.

FRANCKE, C., 1881. Die menschliche Zelle. Erwähnt nach VIERORDT, S. 184.

GÄRTNER, Dr., 1924. Zuchtkondition. Deutsche landwirtschaftliche Tierzucht, Jahrg. 28, Nr. 46.

GOLDSCHMIDT, R., 1923. Einführung in die Vererbungswissenschaft in 90 Vorlesungen. 4. Aufl. Leipzig.

GROEBBELS, F., 1925. Die Vogelstimme und ihre Probleme. Biol. Zentralbl., Bd. 45.

HAECKER, V., 1921. Allgemeine Vererbungslehre. 3. Aufl. Braunschweig.

HETT, J., 1922. Das Corpus luteum der Vögel. Verhandlungen der Anat. Ges. a. d. 31. Versammlung in Erlangen.

—— 1923. Das Corpus luteum der Dohle (Colaeus monedula). Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 97.

HOFMEISTER, F., 1918. Über qualitativ unzureichende Ernährung. Ergebn. d. Physiol., Bd. 16.

KLATT, B., 1921. Studien zum Domestikationsproblem, Untersuchungen am Hirn. Bibliotheca genetica, Bd. 2. Leipzig, Borneträger.

—— und VORSTEHER, 1923. Studien zum Domestikationsproblem II. Bibliotheca genetica, Bd. 6. Leipzig, Borneträger.

LANGSTEIN, L. und EDELSTEIN, F., 1917/18. Die Rolle der Ergänzungsstoffe bei der Ernährung wachsender Tiere. Ernährungsversuche an jungen, wachsenden Ratten. Zeitschr. f. Kinderheilk., Bd. 16 u. 17.

LENNINGER, W., 1923. Das Hodenzwischengewebe der Haussäugetiere. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Bd. 68.

LEUPOLD, E., 1921. Cholesterinstoffwechsel und Spermiogenese. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allgem. Pathol., Bd. 69.

LIPSCHÜTZ, A., 1924. The internal secretion of the sex glands. Williams and Wilkins Co. Balt.

LODE, 1891. Arch. f. d. ges. Physiol, Bd. 50. Erwähnt nach VIERORDT.

LOYEZ, M., 1905/06. Recherches sur le développement ovarien des oeufs méroblastiques a vitellus nutritif abondant. Arch. anat.-microsc., Bd. 8.

LUBOSCH, W., 1910. Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. Jena, G. Fischer.

LUNDGREN, P. G., 1925. Zur Altersanatomie des Kaninchenhodens. Ein Beitrag zur Konstitutionsanatomie. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 4.

MAXIMOW, A., 1899. Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Hodenverletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Hodengewebes. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allgem Pathol., Bd. 26.

MEISENHEIMER, J., 1921. Geschlecht und Geschlechter im Tierreich I. Die natürlichen Beziehungen. Jena, G. Fischer.

OORDT, G. J. VAN, 1924. Die Veränderungen des Hodens während des Auftretens der sekundären Geschlechtsmerkmale bei Fischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 102.

—— 1924. The significance of the interstitium testis in fishes. Sitzungsberichte d. kgl. Akad. d. Wissensch. z. Amsterd., v. 23. Febr. 1924.

ROMEIS, B., 1921. Untersuchungen über die Verjüngungshypothese Steinachs. Münchn. med. Wochenschrift Nr. 20.

—— 1924. Taschenbuch der mikroskopischen Technik. 11. Auflage. München und Berlin, R. Oldenbourg. (In diesem vorzüglichen Buch finden sich alle näheren Angaben über die in dieser Arbeit verwendeten Untersuchungsarten, nebst vollständiger Zusammenstellung des Schrifttums.)

ROULIN, 1878. Mémoires prés par divers Savans. Erwähnt nach DARWIN.

SCHEPELMANN, E., 1906. Über die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans. I. Teil. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 21. — II. Teil. Ebenda, Bd. 23.

SCHINZ, R. und SLOTOPOLSKY, B., 1924. Beiträge zur experimentellen Pathologie des Hodens und zur Histologie und Histogenese des normalen Hodens, der Hodenatrophie und der Hodennekrose. Denkschr. d. Schweiz. Naturforsch. Gesellsch., Bd. 61.

—— 1924a. Experimentelle und histologische Untersuchungen am Hoden. Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie, Bd. 188.

SCHINZ, R. und SLOTOPOLSKY, B., 1924b. Histologisches zur Steinachunterbindung. Zeitschr. f. mikr.-anatom. Forsch., Bd. 2.

—— 1925. Der Röntgenhoden. Ergebn. d. mediz. Strahlenforsch., Bd. 1.

SCHWEIZER, R., 1925. Eine neue Hypothese über die Bedeutung der Zwischenzellen des Testis. Schweiz. med. Wochenschrift, Bd. 55.

SELLHEIM, H., 1898. Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäkol., Bd. 1.

SONNENBRODT, 1908. Die Wachstumsperiode der Oozyte des Huhnes. Arch. f. mikr. Anatom., Bd. 72.

STEFKO, W. H., 1924. Über die Veränderungen der Geschlechtsdrüsen des Menschen beim Hungern. Die Sterilisation der Bevölkerung unter dem Einfluß von Hunger. Virchows Archiv, Bd. 252.

STEPP, E., 1917. Einseitige Ernährung und ihre Bedeutung für die Pathologie. Ergebn. d. inner. Mediz. u. Kinderheilk., Bd. 257.

STIEVE, H., 1918. Über experimentell, durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes (Gallus domesticus). Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 44.

—— 1919. Das Verhältnis der Zwischenzellen zum generativen Anteil im Hoden der Dohle. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 45.

—— 1921. Neue Untersuchungen über die Zwischenzellen. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. auf d. 30. Versamml. in Marburg a. d. Lahn.

—— 1921a. Über den Einfluß der Umwelt auf die Eierstöcke der Tritonen. Ein Beitrag zur Frage nach der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften und der Parallelinduktion. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 49.

—— 1922. Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. I. Mastversuche an männlichen Gänsen. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 52.

—— 1923. Vergleichend-physiologisch-anatomische Beobachtungen über die Zwischenzellen des Hodens. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 200.

—— 1923a. Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. II. Beobachtungen und Versuche an männlichen Hausmäusen und an männlichen Feldmäusen, zugleich ein weiterer Beitrag zur Zwischenzellenfrage. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 99.

—— 1924. Kastration durch Hitze mit nachfolgender Wucherung des Keimepithels. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 1.

—— 1924a. Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. III. Beobachtungen am menschlichen Hoden. Zeitschr. f. mikr.-anat Forsch., Bd. 1.

—— 1925. Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. IV. Histologische Beobachtungen an den Hoden und Nebenhoden eines durch Unterbindung beider Nebenhoden »verjüngten« Hundes. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 2.

—— 1925a. Samenzellenverklumpung (Spermagglutination) nicht Spermiophagie. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 2.

TANDLER, J. und GROSZ, S., 1911. Über den Saisondimorphismus des Maulwurfhodens. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 33.

VIERORDT, H., 1906. Anatomische, physiologische und physikalische Daten und Tabellen zum Gebrauch für Mediziner. 3. Aufl., Jena, G. Fischer.

VOIT, C. Erwähnt nach VIERORDT, S. 385.

WAGNER, K., 1922. Über die Zwischenzellen und das spermatogene Gewebe in einem Fall von Eunuchoidismus beim Kaninchen. Archiv für Entwicklungsmech., Bd. 51.

—— u. LOEPER, A., 1923. Über einen weiteren Fall von Eunuchoidismus beim Kaninchen bei normaler Spermatogenese. Pflügers Archiv, Bd. 198.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 5.

Die Tafel zeigt den Einfluß der geschlechtlichen Betätigung auf den Bau des Vogelhodens. Die Schnitte stammen von zwei Hähnen des gleichen Geleges aus der Frühjahrsbrut 1922. Die Tiere wurden bis zum 1. II. 24 ganz gleich gehalten, von diesem Tage an verschieden.

Die Hoden sind in 10%iger Formalinlösung fixiert, in Gelatine eingebettet, 20 μ dick geschnitten und mit Hämalaun-Sudan III gefärbt. Vergr. 200mal. Die Schnitte sind ebenso wie die Fig. 1, 2, 4, 6, 7, 9, 38, 40, 41, 43, 44, 45 und 48 von Fräulein BERTA NERESHEIMER in München gezeichnet worden. Ich danke der Künstlerin auch hier nochmals für die vorzüglichen Zeichnungen, die sie mir für diesen Teil der Untersuchungen in der gleichen Weise wie für die früheren angefertigt hat.

Abb. 1. Schnitt durch den rechten Hoden desjenigen Hahnes, der mit Hennen zusammengehalten wurde, also seinen Geschlechtstrieb in beliebiger Weise befriedigen konnte.

Abb. 2. Schnitt durch den rechten Hoden des anderen, sonst gleich behandelten Hahnes, der keine Gelegenheit hatte, sich zu paaren.



(Aus der Anatomischen Anstalt zu Berlin.
Vorstand: Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Rudolf Fick.)

Untersuchungen über die Struktur der Schädelknochen.

Ein Beitrag zur Morphologie des menschlichen Hirnschädels.

Von

Dr. **Rudolf Mair,**
Assistent an der Anatomischen Anstalt Berlin.

Mit 13 Textfiguren und 30 Abbildungen auf Tafel 6.

(Eingegangen am 25. Oktober 1925.)

I. Über den feineren Bau der Schädelknochen.

Einleitung.

Die geläufigen Anschauungen über Form und Wachstum des menschlichen Hirnschädels haben immer etwas Unbefriedigendes. Die Lehre THOMAS, daß die Nähte nur einen geringen Zuwachs an Flächenausdehnung beistellen, die Hauptsache hingegen dem interstitiellen Wachstum zuzuschreiben sei, hat fast gar keinen Anklang gefunden, vor allem wohl deshalb, weil die Vorstellung eines Weiterwachsens der einzelnen Knochenteilchen innerhalb des Knochens selbst mit dem Wesen des Knochengewebes geradezu unvereinbar erscheint. Während THOMA seine Meinung mehr auf indirektem Wege gewonnen hat, wurde schon lange vor ihm die Frage des interstitiellen Knochenwachstums durch Messungen des Abstandes der Knochenkörperchen jugendlicher und erwachsener Knochen direkt zu lösen versucht (RUGE, STRELZOFF und SCHACHOWA); auch diese Befunde sind nicht ausschlaggebend, da sie ohne Rücksicht auf die Struktur der untersuchten Knochen ausgeführt wurden, wie v. EBNER hervorgehoben hat.

Die viel allgemeinere Anschauung geht bekanntlich dahin, daß das Randwachstum an den Nähten wohl zur Vergrößerung des Gesamtraumes ausgiebig beitrage, daneben aber auch die flächenhafte Apposition von außen und Resorption von der Innenseite her für die Formgestaltung von ausschlaggebender Bedeutung sei; man faßt also sozu-

sagen den Hirnschädel als einen Röhrenknochen auf, dessen Markraum vom Gehirn und seinen Hüllen erfüllt ist, das Wachstum des Inhaltes soll die Resorption an der Innenseite verursachen, viel lebhafter muß aber noch der äußere Anbau sein, denn sonst könnten ja die Knochen nicht neben der Flächenvergrößerung auch noch dicker werden.

Der Anbau an der Außenseite ist auch geradezu mit den Händen zu greifen und betrachtet man erst die Innenseite, so hat die Anschauung von der resorptiven Formgestaltung auf den ersten Blick gewiß etwas Überzeugendes, ja fast Selbstverständliches. Tief »graben« sich Gefäß- und Sinusfurchen in den Knochen hinein, überall spiegelt sich das Windungsbild des Gehirns wieder; mit zunehmendem Alter wird das Bild noch deutlicher, und betrachtet man gar erst einen Schädel mit »prämaturer« Nahtverknöcherung, dann ist man förmlich überrascht von dem mächtigen Andrang der Hirnwindungen, die tief in die Schädelwand eingebettet liegen. Diese ganze Anschauung scheint auch durch Versuche gestützt zu sein, indem Kinder, die krankheitshalber auf einer bestimmten Kopfseite liegen, auf dieser Liegeseite viel ausgeprägtere Windungsbilder zeigen als auf der nicht belasteten Gegenseite, der Druck des Gehirns auf der Liegeseite soll dafür verantwortlich sein. Derselbe Gedankengang ist auch maßgebend für das Vorherrschen tiefer Impress. dig. und hoher Juga an der Schädelbasis, das Gehirn lastet bei der aufrechten Körperhaltung auf dem Schädelboden und »gräbt sich« in den Knochen ein. Die Windungsmulden des Schädelgrundes sollen daher im jugendlichen Alter »fast regelmäßig Resorptionserscheinungen«, in mittleren Lebensjahren »ausgesprochene Resorptionsbilder zeigen«, wie erst jüngst wieder LOESCHCKE und WEINOLDT festgestellt haben wollen.

Es ist von vornherein klar, daß nicht jede Vertiefung im Knochen durch Resorption entstanden sein muß, sie kann auch »ausgespart« (R. FICK) werden, d. h. es wird nur zu beiden Seiten irgendeines Gebildes Knochengewebe abgelagert, der Enderfolg ist dann eine tief »eingegrabene« Furche. Man könnte auch sagen, eine Vertiefung an der Knochenoberfläche kann aktiv oder passiv entstehen, aktiv durch Resorption, passiv durch Auflagerung in der Nachbarschaft, das äußere Bild wird unter Umständen ganz das gleiche sein; dasselbe gilt natürlich umgekehrt für eine Erhebung. Die Begriffe Furche und Erhebung bezeichnen also beim Knochen nur das äußere Bild, sagen aber gar nichts aus über die Entstehung bzw. ihre morphologische Bedeutung. Ja schließlich kann man sich durch bloße Faltung des Bildungsgewebes dasselbe Bild entstanden denken, ohne daß An- oder Abbau in der vorhin angedeuteten Weise im Spiele waren.

Bei keinem Gewebe sind wir wohl so in der Lage, die Frage nach dem Werden der Form und ihrer morphologischen Bedeutung innerhalb des Gesamtorganismus so einwandfrei festzustellen, wie gerade beim Knochen. Die klassischen Untersuchungen v. Ebners über die Knochenstruktur haben die Grundlagen geliefert, den Streit aus dem bloßen hin und her intuitiver Anschauungen auf den nüchternen Boden der Beobachtung zu leiten. »Hat das Knochengewebe eine bestimmte Struktur, so muß die eine oder andere Bildungsweise sich noch am fertigen Knochen erkennen lassen« (v. Ebner, S. 3).

Auf Grund des Strukturbildes wird sich also entscheiden lassen müssen, wie die innere Oberflächengestaltung der Hirnschädelknochen zustande kommt, und aus der Beantwortung dieser Frage werden sich dann weitere Folgerungen ergeben. Der erfolgreichen Bearbeitung der Knochenentwicklung (im weiteren Sinne des Wortes) muß nach den Worten v. Ebners eine möglichst genaue Kenntnis des fertigen Knochengewebes vorausgehen. Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, wurden die folgenden Untersuchungen unternommen.

Betrachtet man die Innenseite eines Schädelknochens und sieht man die spiegelnd glatte Oberfläche, dann steigen wohl jedem Zweifel auf an dem Vorherrschen einer weitgehenden Resorption — Kölliker hat ja gezeigt, wie Resorptionsflächen aussehen — oder um Einzelheiten hervorzuheben: wie vereinigt sich z. B. die Auffüllung der Fossa subarcuata mit den »fast regelmäßigen, ausgesprochenen Resorptionserscheinungen an der Schädelbasis«, warum sehen wir trotz der resorptiven Erweiterung niemals — krankhafte Fälle beiseite gelassen — die Diploe bloßliegen, wie läßt es sich mit Resorptionsvorgängen von innen nach außen vereinen, daß die For. pariet. gar nicht so selten außen noch vorhanden, aber an der Innenseite verschwunden sind, woher kommt der einfache Nahtverlauf an der Innentafel, die Resorption müßte doch endlich einmal die lebhaft gezahnte Außenseite erreichen, wie erklärt man sich schließlich das häufige Übergreifen der Augenhöhlendächer über die Riechkolben, die doch beim kindlichen Schädel in breiter flacher Mulde liegen, warum deckt sich das äußere Windungsbild (Schwalbe) nicht immer, beim Erwachsenen fast nie, mit dem inneren Relief (Müller)? Das sind einige von den Fragen, die meines Erachtens mit der herrschenden Anschauung nicht so ohne weiteres vereinbar sind, es sei denn, man begnügt sich mit Erklärungen von Fall zu Fall.

Die Untersuchungen wurden an Knochenschliffen vorgenommen, die Knochen (mazeriert) wurden dazu nicht besonders ausgewählt, ich nahm, was ich gerade erreichen konnte, war aber dabei bedacht,



möglichst verschiedene Altersstufen zusammen zu bekommen; genau kann das Alter allerdings nicht angegeben werden, da es sich nur um einzelne Knochen ohne genauere Herkunfts- und Altersbestimmung handelt, sie wurden daher nur in kindliche, jugendliche und erwachsene geschieden. Bei der Wahl der Schliffstellen wurden selbstverständlich tiefe Gruben und hohe Leisten bevorzugt, an ihnen muß sich ja die Frage nach der Entstehung am deutlichsten aus der innern Struktur beantworten lassen. Die Schliffstücke sind möglichst groß, um Zufallsbefunde auszuschalten, die Schliffrichtung ist meist sagittal, frontal oder horizontal. Die Schliffe sind teilweise vielleicht etwas dick, da ich Beschädigungen durch Risse und Sprünge tunlichst zu vermeiden suchte, ganz besonderen Wert aber auf die möglichst tadellose Erhaltung der Ränder legen mußte; auf den Bildern sieht man an den Rändern der Schliffe noch zahlreiche Schleifreste, die aber sicher weniger stören als etwaige Beschädigungen des Randes bei Entfernung dieser unvermeidlichen Rückstände. Manche Knochen ließen sich sehr leicht dünn schleifen, andere verlangten eine Menge von Versuchen bis ein brauchbarer Schliff herauskam. Ein beachtenswerter Umstand mag gleich hier Erwähnung finden: manchmal, besonders bei kindlichen Knochen, gelingt es nur nach wiederholten Anläufen einen brauchbaren Schliff zu erhalten, immer wieder schleift sich die Außentafel viel rascher ab als die Innentafel, der Schliff wird keilförmig und es ist viel besser, man wirft ihn gleich weg, es wird doch nichts mehr daraus. Viel härter und spröder als alle andern Knochen ist das Orbitadach.

Geschliffen wurde entweder mit einem Korken ohne Aufkleben des Knochens, meist aber nahm ich die bloße Fingerkuppe und fuhr sehr gut damit. Man hat dabei stets feinste Fühlung mit dem Schliff, kann Ungleichheiten am besten vermeiden, der Schliff verbrennt nicht, auch wenn man ihn trocken schleift, weil man die zunehmende Wärme früh genug fühlt. Geschliffen wurde entweder auf einer ziemlich rauhen Schleifsteinplatte, die aber durch das Schleifmehl allmählich eine sehr angenehme Beschaffenheit erhielt, oder an der Seitenfläche durch einen Motor getriebener Schleifsteine verschiedener Glätte; das geht verhältnismäßig rasch und man kann dabei ruhig lesen. Untersucht wurden die Schliffe trocken oder in Wasser, von jeder Stelle wurden in der Regel zwei Schliffe angefertigt, einer wurde dann zur Untersuchung im polarisierten Licht in flüssigen Kanadabalsam eingebettet. Die im gewöhnlichen Licht aufgenommenen Schliffe liegen in Wasser, die Aufnahmen wurden mit Zeiss »Phoku« hergestellt.

Die Schliffe.

Alle angefertigten Schliffe zeigen im wesentlichen dasselbe Bild: ausgesprochene Parallellamellen sowohl an der äußeren als ganz besonders an der innern Oberfläche, mag der Schliff durch einen Basisknochen, die Seitenwand oder das Schädeldach gehen, trifft er die Tiefe einer Impression oder die Höhe eines Jugums, eine Arterienfurche oder eine von den großen Sinusrinnen, je tiefer der »Eindruck« (an der Innentafel), desto deutlicher die lamellöse Schichtung an dieser Stelle. Die Lamellen setzen sich in ununterbrochenem Zuge fort, aus der Tiefe einer Delle auf die Höhe einer Erhebung, von der glatten Wand hinunter in eine Gefäßfurche und auf der andern Seite wieder heraufsteigend; nirgends ein Anhaltspunkt, daß resorptive Vorgänge größeren Umfangs stattgehabt hätten. Eine Unterbrechung des Lamellenzuges findet bei jungen Knochen nur an den natürlichen Grenzen statt, an offenen Nähten; ist die Naht aber geschlossen, dann setzen sich auch hier die Lamellen in ununterbrochenem Zuge darüber hinweg. Manchmal ist die Lamellenlage sehr spärlich, die Zerstörung von der Diploe her ist schon weit an die äußere und innere Oberfläche gedrungen, da und dort liegen nahe der Oberfläche weit offene Resorptionsräume und voll ausgebildete HAVERSsche Säulen, dazwischen bis tief hinein die Trümmer alter Oberflächenschichten; sehr häufig ist aber die Zerstörung der Lamellen gegen die äußere Oberfläche viel weiter vorgedrungen als gegen die innere. Aus dem Grade der Durchsetzung mit Resorptionsräumen und HAVERSschen Säulen so ohne weiteres auf das Alter der betreffenden Knochenschicht schließen, wie es LOESCHCKE und WEINOLDT machen, möchte ich eigentlich nicht; daß die oberflächlichsten Lamellen die jüngsten sind, ist ja außer Zweifel, aber im übrigen glaube ich die Beobachtung gemacht zu haben, daß das tertiäre Knochengewebe verschieden rasch an verschiedenen Stellen an die Oberfläche dringt; man könnte vielleicht sagen, je näher das tertiäre Knochengewebe an die Oberfläche gelangt ist, desto reifer ist der betreffende Knochenabschnitt. Bei der näheren Besprechung der Gefäßfurchen werde ich übrigens noch Gelegenheit nehmen zu zeigen, daß nicht jedes im Knocheninnern liegende Gefäß eingedrungen sein muß, sondern einfach umwachsen wurde, die Gefäßlücke wurde ausgespart, wie aus der Knochenstruktur hervorgeht. Dann muß noch ein Umstand beachtet werden: in Erhebungen reicht das tertiäre Gewebe mitunter viel näher an die Oberfläche heran wie in der Tiefe der unmittelbar anschließenden Delle und doch kann man nicht sagen, die Zerstörung der lamellösen Schichten ist hier viel weiter vorgedrungen, denn die Lamellenlage ist oft auf der

Höhe eines Jugums von vornherein dünner als in der Tiefe der anliegenden Impression, bildlich gesprochen, die unterliegenden Schichten haben die oberflächlichen Lamellen an der betreffenden Stelle in die Höhe gedehnt, wie ein weicher Schlauch an einer Biegung sich abplattet (Abb. 15 und 26, Taf. 6). Wenn vorhin gesagt wurde, daß nicht selten das tertiäre Knochengewebe an der äußeren Lamellenlage näher an die Oberfläche getreten sei als an der innern, so läßt auch das keinen unmittelbaren Schluß auf das Alter der lamellösen Ablagerung zu, denn äußere und innere Lamellenlage sind an den einzelnen Stellen von ganz verschiedener Dicke und finden sich in der Diploeschicht nicht noch deutliche Reste von Grundlamellentrümmern, die einen Schluß auf ihre Herkunft zulassen, so haben wir keinen Anhaltspunkt zu entscheiden, ob das tertiäre Gewebe tatsächlich näher an die äußere oder innere Oberfläche vorgedrungen ist oder nur scheinbar, da die eine Lage von vornherein dicker war als die andere. Im allgemeinen habe ich jedoch den Eindruck gewonnen, als ob die inneren Grundlamellen, die Innentafel, der Durchsetzung mit HAVERSschen Säulen länger widerstünden als die äußeren Lagen; vielleicht ist das ein struktureller Ausdruck für die verschiedene funktionelle Bedeutung (Abb. 14 und 17 vom selben Schliff, ebenso 15 und 16, Taf. 6).

Es kann schon jetzt gesagt werden, ein vergleichender Blick auf den Lamellenverlauf an äußerer und innerer Oberfläche gibt dem Gedanken an resorptive Formgestaltung der Innentafel keine Stütze. Wüchse der Schädel wirklich durch Resorption von innen und Anbau von außen, wir hätten nicht nur keinen Anhaltspunkt für die Herkunft der innern Lamellen — durch Resorption entstehen doch keine —, allmählich an die innere Oberfläche gelangte Lamellen der Außentafel können es nicht sein, nicht nur, weil wir ja immer die Diploeschicht dazwischen haben, die wir im gewöhnlichen Ablauf des Geschehens von einem gewissen Alter ab niemals mehr bloßliegen sehen, sondern es müßte auch der Nachweis erbracht werden, daß die äußern Lamellen auf dieser passiven Wanderung nach innen ihre Verlaufsrichtung ändern, denn die innern Grundlamellen haben einen ganz andern Verlauf mit ihren Furchen- und Windungsbildern; gelänge dieser Nachweis, es wäre der erste gelungene Beweis eines intussuszeptionellen Knochenwachstums.

Je tiefer man von der äußern oder innern Oberfläche aus gegen die Diploe vordringt, desto spärlicher werden die Lamellenreste und im Innern sind alle Anzeichen einer ehemaligen lamellösen Schichtung meist spurlos verschwunden. Das ist für die meisten Abschnitte der

Hirnkapsel aus ihrer Entwicklung heraus von vornherein zu erwarten, im kindlichen Orbitadach wurden jedoch Stellen gefunden, bei denen der Knochen in seiner ganzen Dicke aus Parallellamellen besteht ohne jede Spur einer Diploeschicht, was wohl den Schluß erlaubt, daß hier gleich die ursprüngliche Anlage anders von statten ging als in den übrigen Abschnitten. Es handelt sich hier um eine tiefe Mulde und man könnte vielleicht meinen, die Diploeschicht der ersten Anlage sei eben durch Resorption verschwunden und die von der Periorbita gelieferten Parallellamellen bilden nun den Boden der Mulde. Daß dem nicht so sein kann, ergibt sich ohne weiteres aus dem Strukturbild der anschließenden Leisten: auch diese zeigen auf der Hirn- und Orbitaseite Parallellamellen, die zwischen sich eine Diploeschicht einschließen, die Lamellen der Jugumoberfläche setzen sich ohne jede Unterbrechung in die Impression fort und schließen dort an die Periorbitalamellen an, es beschreiben also die innern Lamellen eine Welle, genau so wie man es an der übrigen Glastafel beobachtet (siehe schematische Darstellung).

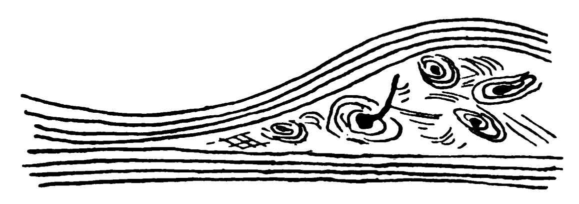


Fig. 1.
Schematische Darstellung des Lamellenverlaufes in einem kindlichen Orbitadach.

Die Lamellen mögen noch so zahlreich übereinander liegen, nirgends wurde eine Andeutung dafür gefunden, daß irgendwo Lamellen nach stattgehabter Resorption wieder aufgelagert wurden, eine Ausnahme davon bilden nur die Eingänge in alte PACCHIONIsche Gruben.

An dünnen Schliffen tritt der Wechsel der längs- und quergetroffenen Fibrillenzüge auch auf den beigegebenen Bildern als zarte hellere und dunklere Linien recht deutlich in Erscheinung (Abb. 8, 9, 12, 21, 23 u. a., Taf. 6). Mit der Fibrillenrichtung stehen bekanntlich die Achsenrichtungen der zugehörigen Knochenkörperchen in innigstem Zusammenhang, der lange Durchmesser steht der Längsrichtung der Fibrillen parallel, der mittlere Durchmesser liegt der Lamelle parallel, der kurze ist senkrecht gegen dieselbe gerichtet (v. EBNER). Beachtet man nun nicht nur das grobe Bild der lamellösen Schichtung, sondern verfolgt man auch den Zug der dazugehörigen Knochenkörperchen, so ist man ohne weiteres in der Lage zu entscheiden, ob es sich um eine Verlaufsänderung, ein einfaches Aufhören oder um eine Unterbrechung einer Lamellenlage durch Resorp-

tion handelt. Niemals kann durch Resorption die Verlaufsrichtung einer Lamelle geändert werden, sie wird lediglich unterbrochen und geht jenseits der Resorptionsstelle im selben Zuge weiter (Abb. 29, Taf. 6). Am Rande einer tiefen Gefäßgrube findet man nun häufig ein Aufhören des oberflächlichen Lamellenzuges, das letzte Ende senkt sich noch etwas in die Tiefe der Furche und hört dann vollständig auf. Es handelt sich dabei aber ganz und gar nicht um eine Resorptionserscheinung, die Lamellenlage ist nicht abgebrochen, sondern abgebogen, sie läuft spitzwinklig aus, wie aus dem Verlauf der Knochenkörperchen schon bei schwachen Vergrößerungen und bei dicken Schliffen ersichtlich ist (Abb. 2, Taf. 6). Die unterste Lage dieser Lamellenschicht reicht am weitesten in die Furche hinunter, die oberste am wenigsten, genau so, als hätte man die ganze Lage vom Rande der Furche aus in die Tiefe hineingebogen; ebenso verhält es sich an offenen Nähten, wenn auch mitunter nicht so ausgesprochen, und am Rande alter PACCHIONIscher Gruben (Abb. 10, 11 und 13, Taf. 6). Es handelt sich dabei zweifellos um Formgestaltung in der Anlage und nicht um eine nachträgliche Beeinflussung. LOESCHCKE und WEINOLDT geben in Fig. 2 ihrer Arbeit ganz dasselbe Bild, halten es aber für eine Resorption; Einzelheiten sind auf der Abbildung leider nicht zu erkennen, beim Vergleich jedoch mit meiner Abbildung dürfte die Vermutung gerechtfertigt sein, daß es sich auch hier um bereits in der Anlage abgebogene Lamellen handelt. Das plötzliche Abbrechen von Lamellensystemen beweist durchaus nicht »auf das bestimmteste lebhafte Resorptionsvorgänge«, wie LOESCHKE und WEINOLDT glauben, immer ist dabei der Fibrillenverlauf zu berücksichtigen bzw. die dazu gehörigen Knochenkörperchenreihen.

Die Lamellenlagen, besonders der Innentafel, lassen neben der wechselnden Folge punktierter und streifiger Lamellen fast immer noch eine andere Schichtung erkennen, die durch Reihen dichtgedrängter Knochenkörperchen hervorgerufen wird. Wie dunkle Striche ziehen sie sich durch die Lamellenlagen hindurch und teilen sie in einzelne Unterabteilungen, Lagen, die oft voneinander recht verschieden sind, sowohl in ihrem Aussehen als auch in ihrer Mächtigkeit, ihrer Summe von Einzellamellen. Manchmal ist die eine Lage viel durchscheinender als die andere, viel heller, was wohl nicht gut durch ungleiche Schliffdicke verursacht sein kann, da häufig gerade die tiefer liegende Lage die hellere ist (Abb. 15, 23 u. a., Taf. 6). Sehr bezeichnend ist der Umstand, daß diese Reihen dicht aneinanderstehender Knochenkörperchen auch einen Loc. min. resist. darstellen; blättert sich nämlich ein Schliff auf, wie es nicht selten geschieht, wenn einmal Sprünge senkrecht zur Ober-

fläche entstanden sind, dann geht die Aufblätterung fast stets entlang dieser Knochenkörperchenreihen; Sprünge (Abb. 15, Taf. 6 links) parallel zur Oberfläche folgen ebenfalls diesen Reihen; Resorptionsräume machen manchmal genau an diesen Reihen Halt (Abb. 1, Taf. 6). Meinen Beobachtungen nach findet man in diesen Schichtungszonen, wie ich diese Reihen nennen möchte, die Knochenkörperchen längs und quer getroffen. v. Ebner hat darauf hingewiesen, daß Kittlinien manchmal undeutlich werden bzw. verschmelzen; stellt man sich nun den in Fig. 1 sichtbaren Resorptionsraum durch ein Haverssches System wieder aufgefüllt vor, so wird die Kittlinie im oberen Teil der Lakune genau der Lamellengrenze entsprechen[1].

Bei stärkerer Vergrößerung (300×) sieht man knapp unterhalb dieser dichtstehenden Knochenkörperchen eine zarte helle Linie entlang ziehen, die möglicherweise nur ein Kunstprodukt ist, eine beim Schleifen entstandene äußerst feine Zusammenhanglösung. Die Knochenkanälchen scheinen von der einen Lamellenschicht in die andere überzutreten, wie schwer aber in einem solchen Falle die einwandfreie Entscheidung ist, hat v. Ebner bereits an den Kittlinien dargetan. Im polarisierten Licht ist von dieser Unterteilung der Lamellenlagen nichts zu erkennen.

An der äußeren Oberfläche zeigt sich gleichfalls eine solche Schichtenfolge der Lamellenlagen (Abb. 10, 16, 27, Taf. 6), in der Regel aber stehen die Knochenkörperchen nicht in so dichtgedrängter Reihe wie an der Innentafel. Vermutlich folgt die Aufblätterung der äußern und innern Knochentafel, wie man sie besonders an in der Erde gelegenen Schädeln makroskopisch vielfach beobachten kann, ebenfalls diesen Schichtungszonen, es lösen sich nicht einzelne Lamellen ab, sondern Lamellenlagen. Es mag dies wohl daran liegen, daß die Verankerung durch übertretende Firbillenzüge an der Schichtungszone nicht so ausgeprägt ist wie zwischen den einzelnen Lamellen einer Lage; nähere Untersuchungsen habe ich darüber nicht angestellt. Die oben erwähnte zarte helle Linie unterhalb der Schichtungszone könnte daher, selbst wenn sie nur ein Kunstprodukt ist, gerade dieser lockeren Verbindung der Lamellenlagen ihre Entstehung verdanken. Manchmal vereinigen sich zwei solcher Schichtungszonen spitzwinklig, die Zahl der Lamellenlagen verringert sich.

Sharpeysche Fasern finden sich an der Außen- und Innentafel, an manchen Schliffen sehr zahlreich, büschelförmig, an andern Stellen nur vereinzelt und spärlich, mitunter fehlen sie ganz; über die Schichtungs-

[1] Auf Abb. 17 oder 29 sieht man, wie die Diploisierung genau bis zu einer Schlichtungszone reicht.



zonen gehen sie hinweg und stellen damit eine Verankerung der einzelnen Lamellenlagen dar (Abb. 18 und 27, Taf. 6).

Der Reichtum an Knochenkörperchen ist in den einzelnen Lamellenlagen recht verschieden, besonders in kindlichen Knochen findet man Abschnitte mit dichtgehäuften Knochenkörperchen, so daß oft nur im polarisierten Lichte eine deutliche lamellöse Schichtung zu erkennen ist. Da die Knochenkörperchen in tieferen Lamellenlagen und bei älteren Knochen loser aufgereiht erscheinen, ist wohl daran zu denken, daß im Laufe der weiteren Entwicklung Knochenkörperchen in Grundsubstanz umgewandelt werden (Schaffer).

An kindlichen Knochen (Abb. 28, Taf. 6, Stirnbein) wurden in der äußersten Lage der Außentafel die Knochenkörperchen oft recht arm an Kanälchen gefunden, ja manchmal machte es den Eindruck, als ob noch gar kein Kanälchen ausgebildet wäre, ganz gleichgültig, ob man ein längs- oder quergetroffenes Körperchen ins Auge faßte.

Arterien- und Sinusfurchen.

Weder eine Arterien- noch eine Sinusfurche zeigte sich im wörtlichen Sinn des Wortes in den Knochen »eingegraben«. Sinusfurchen verhalten sich wie tiefe Windungsmulden, die Lamellenlagen sind in der Tiefe der Furche am zahlreichsten und nehmen sehr rasch ab gegen die beiden Begrenzungsleisten hin; nur wenn die Furche seicht ist, wie z. B. beim abgebildeten Sulc. front. eines kindlichen Stirnbeines (Abb. 30, Taf. 6), setzen sich die Lamellenlagen in fast unverminderter Dicke nach den beiden Seiten hin fort. Faßt man an einer tiefen Sinusfurche die Schichtungszonen ins Auge (Abb. 7, Taf 6), so sieht man entweder, daß die zwischen zwei Schichtungszonen liegenden Lamellenlagen von der Tiefe der Furche gegen die Begrenzungsleisten hin spitzwinklig zulaufen, mit andern Worten, je zwei Schichtungszonen nähern sich allmählich einander oder vereinigen sich mitunter ganz zu einer einzigen; das tertiäre Knochengewebe reicht in der Begrenzungsleiste der Furche viel näher an die Oberfläche heran als in der Tiefe, ohne daß jedoch die aus der Furche aufsteigenden Lamellenzüge unterbrochen werden, sondern diese Lamellenlagen hören allmählich auf, es liegen zwischen einer Schichtungszone, die in einem Zuge von der Furche gegen die Leiste verfolgt werden kann, und der freien Knochenoberfläche im Bereich der Furche mehr Lamellen bzw. Lamellenlagen als auf der Begrenzungsleiste; oder es können sich die Lamellenlagen von der Tiefe gegen die Begrenzungsleiste in ziemlich gleicher Dicke hinziehen, sind aber auf der Höhe der Leiste vielfach durch Haverssche Systeme unterbrochen, die bis nahe an die Ober-

fläche heranreichen; so war es im vorliegenden Fall an der kaudalen Leiste des Sulc. trsv., während die kraniale das im Bilde wiedergegebene Verhalten zeigt. In der Knochenstruktur zeigt die Sinusfurche keinen wesentlichen Unterschied gegenüber der Impress. digit. einer Hirnwindung.

Ein anderes Bild zeigen die Furchen der Hirnhautgefäße. Kleine Zweige liegen in flachen Vertiefungen, die durch sanfte Ausbiegung der Lamellen gebildet werden. Ein Blick auf die Abb. 20 oder 23, Taf. 6 wird das Verhalten besser veranschaulichen als jede Beschreibung. In Abb. 23 sind deutlich zwei Lamellenlagen zu unterscheiden, eine hellere, mehr der Diploe zu gelegene und die dunklere Oberflächenlage, voneinander getrennt durch eine deutliche Schichtungszone. Die Gefäßdelle ist durch alle Lamellen der Oberflächenlage hindurch zu verfolgen, ja sogar die Schichtungszone zeigt eine leichte Ausbuchtung in der tieferen Lage ist keine Spur mehr zu erkennen. Eine etwas größere

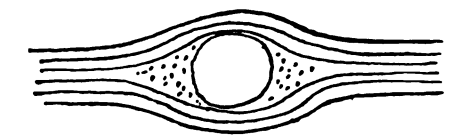


Fig. 2.
Schema zu Abb. 6 (Tafel 6). Eingewachsenes Gefäß.

Gefäßfurche zeigt Fig. 3, bis tief in das Innere des Knochens hinein sieht man die der Furche entsprechenden »Ausbiegungen« der Lamellenlagen. Auf Abb. 6, Taf. 6 liegt ein Gefäßraum vollkommen im Knochen, unter und über ihm sieht man die Welle der Lamellen, rechts und links davon schließen sie wieder zusammen und nur die Zwickel beiderseits des Gefäßes sind von unregelmäßig gelagerten Knochenkörperchen ausgefüllt (Schema). Es handelt sich hier also offensichtlich nicht um ein eingedrungenes, sondern um ein eingeschlossenes, allmählich umwachsenes Gefäß. Ist ein Gefäß auf resorptiven Wege in den Knochen eingedrungen, so kann kein solches Strukturbild entstehen, sondern die Struktur ist an der betreffenden Stelle unterbrochen, die Lamellen scharf abgeschnitten (Abb. 21 und 29, Taf. 6); besonders auf Abb. 21 sieht man recht anschaulich die Merkmale der Resorption an dem durch die Lamellen dringenden kleinen Gefäßast (Lupe).

Noch eine Eigentümlichkeit im Lamellenverlauf dieser kleinsten Gefäßfurchen mag hervorgehoben werden. Verfolgt man die Gefäßdelle in den einzelnen Lamellen auf Abb. 23, Taf. 6, so sieht man, daß sie nicht genau konzentrisch übereinander liegen, sondern daß sie von der

Tiefe gegen die Oberfläche eine leichte Verschiebung erleiden, der tiefste Punkt der oberflächlichsten Delle ist gegenüber dem tiefsten Punkt der untersten Lamelle bzw. der kleinen Ausbuchtung der Schichtungszone »abgewandert«; das gleiche kann man an Abb. 3, Taf. 6 feststellen, etwas weniger deutlich an Abb. 20, Taf 6. Auf letzterem Schliff haben die Lamellen zudem einen eigenartig geschweiften Verlauf, sie schieben sich aneinander vorbei, im polarisierten Licht kann man an solchen gar nicht seltenen Stellen deutlich beobachten, daß die z. B. in der Abbildung von rechts gegen die Gefäßfurche herankommenden äußersten Lamellenzüge von den von links kommenden überlagert werden; sie liegen also nicht in derselben Ebene und macht man nun den Schliff noch dünner, dann schleift man eine Lage ab und man bekommt eine treppenförmig abbrechende Lamellenlage (Fig. 3), die eine Resorptionsstelle vortäuschen kann; man bewahrt sich vor dem Irrtum, wenn man den Schliff während des Schleifens öfter unter dem Mikroskop beobachtet.



Fig. 3.
Sulc. art. men. med. jugendl. Abgeschliffene Lamellen.

Die großen Stämme der Art. men. med.

Das Auffallendste ist wohl, daß auch hier kein »Eingraben«, keine Resorption statthat. Auch hier ziehen die Lamellen im Bogen um die Gefäße herum, bis in die Diploe hinein läßt sich das an jugendlichen Knochen feststellen (Abb. 1 und 2, Taf. 6); auch hier liegt der tiefste Punkt der tiefsten Lamellenlage an anderer Stelle wie der entsprechende Punkt der oberflächlichsten Lage, die Furche wandert allmählich ab. Zeigen aber die vorhin besprochenen kleinen Gefäßdellen kaum ein merkliches Tieferwerden — in Abb. 23, Taf. 6 ist in den tieferen Lamellen die Delle kaum seichter als in der oberflächlichsten Schicht —, so tritt das an den großen Stämmen recht auffällig zutage. Faßt man z. B. an Abb. 2, Taf. 6 die mit ≻ bezeichnete Schichtungszone ins Auge, so ist die von ihr gebildete Gefäßfurche viel seichter als an der augenblicklichen Oberfläche. Das Gefäß nimmt ja mit dem Wachstum des Schädels an Umfang zu, es wächst mit, und eine konzen-

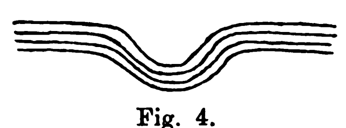


Fig. 4.
Einfache, konzentrische Schichtung.

trische Schichtung der Lamellen könnte niemals zu einer Vertiefung der Furche bzw. Erweiterung führen, wie aus dem beistehenden Schema ohne weiteres ersichtlich ist, ja es würde sogar eine Verengerung der Furche zustande kommen.

Die Vertiefung wird dadurch erreicht, daß die von der Seite herankommenden Lamellenlagen am Rande der Furche oft eine sehr beträchtliche Dickenabnahme erleiden, es liegen innerhalb zweier Schichtungszonen am Rande der Furche mehr Lamellen als in der Tiefe der Gefäßbahn. Die oberflächlichste Lamellenlage hört manchmal ganz auf (Abb. 2, Taf. 6), nur die untersten Lamellen der ganzen Lage ziehen sich noch ein Stück weit in die Delle hinein, die oberflächlichsten erreichen nur mehr den Rand derselben: die Vertiefung der Furche wird durch Überhöhung der Ränder erreicht. Auch hier findet keine Resorption statt, sondern die Lamellen hören allmählich auf, der Rand ist nicht abgeschnitten, sondern abgebogen, aus dem bogenförmigen Verlauf der Knochenkörperchenreihen erkennt man den Hergang der Entstehung; die Lamellenlage hört hier auf wie an einer offenen Naht (Abb. 10 und 11, Taf. 6). Die Lamellenzahl nimmt gegen die Furche hin nicht nur ab,

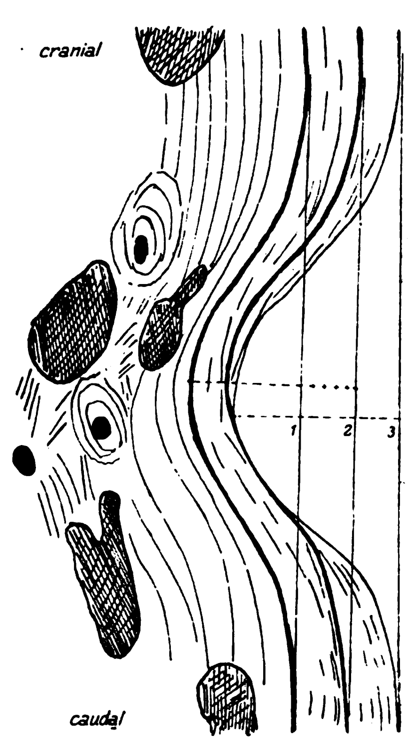


Fig. 5.

Sulc. art. nahe Margo squamos. des Scheitelbeins. Vertiefung, Erweiterung und Verschiebung der Gefäßbahn.
Schematische Darstellung nach Tafel 6, Abb. 2.

es kommt nicht nur zu einer Vertiefung der Furche, sondern auch zu einer Verschiebung des tiefsten Punktes, zu einer Abwanderung der Gefäßbahn. Wie das zustande kommt, mag beistehende schematisierte Zeichnung zur Anschauung bringen, die aus dem der Abb. 2, Taf. 6 zugrunde liegenden Schliff mit dem ABBÉschen Zeichenapparat gewonnen wurde; es ist die Furche des nach okzipital ziehenden starken Astes des Men. med., die beiden dick ausgezogenen Linien sind die beiden

Schichtungszonen, die auch auf Abb. 2, Taf. 6 links deutlich zu erkennen sind.

Von den drei Hilsflinien verbindet die erste die Ränder der in Abb. 2, Taf. 6 mit ✕ bezeichneten Schichtungszone, die zweite die nächstfolgende, die dritte die augenblickliche Oberfläche. Verbindet man nun die Linie 1 lotrecht mit dem tiefsten Punkt der ✕ Schichtungszone, Linie 2 mit dem entsprechenden Tiefpunkt der folgenden Schichtungszone und Linie 3 mit der tiefsten Stelle der wirklichen Gefäßbahn, so kann man die Tiefenzunahme direkt ablesen. Aber man sieht noch mehr: während Tiefpunkt 1 und 2 fast senkrecht übereinander liegen, liegt Tiefpunkt 3 nach kaudal verlagert, er ist der Sut. squam. zugewandert, die Gefäßbahn des hintern Astes der Men. med. wandert bei Betrachtung des Schädels von links im Sinne des Uhrzeigers. Beim vordern Ast der Men. med., der knapp hinter der Kranznaht heraufzieht, läßt sich die Feststellung machen, daß die Wanderung der Gefäßbahn gegen die Kranznaht hin stattfindet, von links betrachtet entgegengesetzt dem Sinne des Uhrzeigers. Der Abstand der beiden Gefäßäste muß dadurch im Laufe des Wachstums immer größer werden und vergleicht man ein kindliches und erwachsenes Scheitelbein von innen, so ist daran gar kein Zweifel. Diese Abwanderung könnte durch intussuszeptionelles Wachstum im Knochen vor sich gehen, sie könnte auf resorptivem Wege zustande kommen, für das erste haben wir weder Anhaltspunkte noch Nachweismöglichkeiten, der zweite Weg müßte in der Struktur zum Ausdruck kommen, durch die dargelegten Strukturverhältnisse dürfte aber der Nachweis erbracht sein, daß keines von beiden der Fall ist, sondern daß es Wachstumsvorgänge an Ort und Stelle sind, ein ununterbrochenes Formen im lebenden Bauen. Auf dem erdenklich einfachsten Wege wird Verlagerung und Vertiefung der Gefäßbahn erreicht: Überhöhung der Ränder und »Aussparung« durch Verminderung der Lamellenzahl in der Tiefe führt zur Vertiefung der »Furche«, das Übergreifen der Lamellenlage der einen Seite, das Zurückbleiben der gegenüberliegenden Lamellenlage verlagert den Tiefpunkt und mit ihm die ganze Gefäßbahn; die zunehmende Erweiterung kann man ohne weiteres aus der Zeichnung entnehmen.

Bei alten Schädeln sieht man nur mehr Bruchstücke dieser Strukturverhältnisse (Abb. 4 und 5, Taf. 6), das tertiäre Knochengewebe ist mitunter von der Diploe her bis an den Grund der Gefäßbahn vorgedrungen; dasselbe kann natürlich auch an Windungsfurchen der Fall sein, es bleiben dann nur mehr die abgebogenen Randlamellen übrig, während der Grund von Haversschen Systemen und Trümmern ehemaliger Parallellamellen

erfüllt ist. Derartige Bilder dürften LOESCHCKE und WEINOLDT zur Meinung verleitet haben, die Vertiefung sei auf resorptivem Wege entstanden. Es handelt sich hier nicht um die Frage, ob die Vertiefung einer Gefäßbahn oder einer Windungsmulde auch auf resorptiven Wege möglich ist, das ist meines Erachtens ganz selbstverständlich, im normalen Ablauf des Geschehens halte ich es aber für sehr unwahrscheinlich und fand es auch in keinem einzigen meiner Schliffe. LOESCHCKE und WEINOLDT mögen eine ganze Reihe von Fällen mit echter resorptiver Vertiefung, wirkliche »Windungsabdrücke« beobachtet haben, aber unter den 25 Fällen von 79, bei denen sie neben Apposition Resorption in den Impressionen beobachtet haben, sind nicht weniger als 14 mit krankhaften Veränderungen des Gehirns oder seiner Gefäße, und »starke Resorption« fanden sie bei Hydroc. int., Sarkommetastasen der Gehirnbasis, Ca-Metastasen und bei einem Kleinhirntumor; in der Altersklasse zwischen 25 und 50 handelte es sich überhaupt bei allen Fällen mit ausgesprochenen Resorptionserscheinungen an der Tab. int. um Erhöhung des intrakraniellen Druckes durch Hirntumoren (S. 415); das von LOESCHCKE und WEINOLDT untersuchte Material dürfte kaum geeignet sein, über das normale Geschehen Auskunft zu geben. Wenn man »schließlich die Fälle, in denen die Parallel- oder Tertiärlamellen Unterbrechungen zeigten «(S. 410), schlechthin als »Resorption« bezeichnet, so kann man nur zu leicht einem Irrtum anheimfallen. Aus dem Aufhören von Lamellen besonders am Rande einer Vertiefung kann ohne Berücksichtigung der feinern Struktur der Lamellen auf keinen Fall von vornherein auf Resorption geschlossen werden (Abb. 2, 5, 10, 11 und 13, Taf. 6).

Bei mazerierten kindlichen Schädeln, an denen die Diploe bloßliegt, kann man nicht vorsichtig genug sein im Urteil, ob es sich hier um Resorption handelt oder nicht. Das Maschenwerk der Diploe kann bloßgelegt werden durch Resorption, oder noch bloßliegen, weil die Innentafel noch nicht angelegt ist, es ist ganz das gleiche Bild, und in einem solchen Falle gibt es makroskopisch kaum eine Möglichkeit der Entscheidung. Es mutet von pathologischer Seite sehr merkwürdig an, wenn Oberflächen, wie sie in Fig. 7 bei LOESCHCKE und WEINOLDT abgebildet sind, einfach als Resorptionsflächen bezeichnet werden.

Die Wände der Stirnhöhlen.

Vordere und hintere Wand sind in ihrem allgemeinen feineren Aufbau vollkommen gleich, nur die Wandstärke ist meist verschieden, indem die vordere Wand oft ganz bedeutend stärker ist. Die Vorder-

wand zeigt auf der Außenfläche, die Hinterwand auf der Schädelhöhlenseite ausgesprochene Parallellamellen mit deutlichen Schichtungszonen (Abb. 21 und 27, Taf. 6 und Fig. 7), die Sinusfläche an beiden Wänden klare Resorptionsbilder. An der Außenseite der vorderen Wand liegt im vorliegenden Fall eine breite Schicht von Grundlamellen, die nur von einer Schichtungszone durchzogen werden, das tertiäre Knochengewebe reicht aber an den meisten Stellen viel näher an die Oberfläche heran, als wie es gerade in dem abgebildeten Abschnitt der Fall ist, so daß man stellenweise nicht mehr viel von Grundlamellen erkennen kann; vor

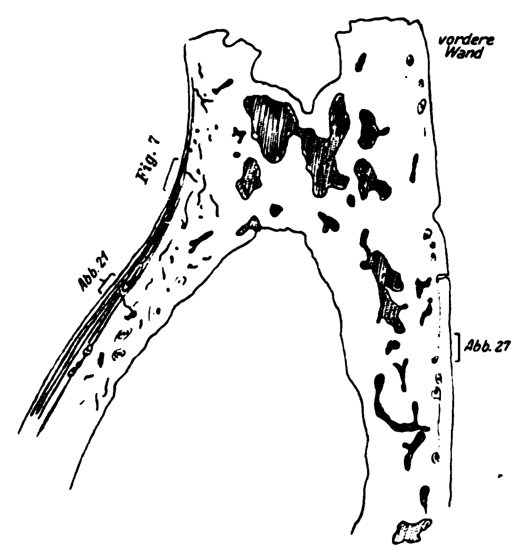


Fig. 6.
Sinus frontalis. (Sagittalschliff.)



Fig. 7.
Erwachsenes Stirnbein. Hinterwand des Sinus frontalis sagitt. Verschmelzen der Schichtungszonen.
(Fortsetzung der Abb. 21, Taf. 6 nach oben.)

allem aber sei auf den Umstand hingewiesen, daß sich die Lamellenlagen in fast unverminderter Breite bzw. Dicke über das obere Ende der Stirnhöhle verfolgen lassen, nicht spitzwinklig zusammenlaufen, soweit wenigstens der Schliff reicht.

Die Lamellenlage der Hinterwand sieht ganz anders aus. Eine Schichtungszone folgt auf die andere, die einzelnen Lamellenlagen sind viel schmäler (die drei Abbildungen sind in derselben Vergrößerung) als an der Vorderwand und laufen nach oben hin spitzwinklig zusammen (Fig. 7 ist die Fortsetzung der Abb. 21, Taf. 6 nach oben). Daß es sich nicht etwa um eine Täuschung handelt, indem einfach in den oberen Teilen das tertiäre Knochengewebe von der Sinusseite her weiter vorgedrungen ist als tiefer unten, läßt sich aus dem Verhalten

der Schichtungszonen feststellen, die in den unteren Teilen viel zahlreicher sind als in den oberen, indem eine oberflächlichere Knochenkörperchenreihe sich allmählich unter spitzem Winkel mit einer tieferliegenden vereinigt. Die Lamellen bzw. Lamellenlagen beschreiben nach unten und hinten — gegen das Orbitadach hin — einen leicht geschweiften Bogen. Es liegen also zwischen einer und derselben Schichtungszone und der freien Oberfläche im unteren Teile mehr Lamellen als im oberen Abschnitt. Da und dort sind schon HAVERSsche Säulen ausgebildet, die aber im Lamellenverlauf nur eine Unterbrechung aber natürlich keine Ablenkung herbeiführen. Die Sinushöhle spaltet gleichsam das Stirnbein innerhalb der Diploe in zwei Teile und drängt die Wände immer mehr auseinander; dieses »Abdrängen« spricht sich an der Hinterwand mit ihrem geschweiften Lamellenverlauf viel deutlicher aus als an der mehr gerade herunterziehenden Vorderwand, es sieht ganz so aus, ob die hintere dünnere Wand die nachgiebigere wäre. Die Knochenstruktur in all ihren Einzelheiten ist eine bildliche Wiedergabe dieser trophischen Plastizität; daß es sich um ein trophisches Abschwenken der Hinterwand handelt und nicht um eine mechanisches, dürfte wohl kaum einer weiteren Erörterung bedürfen. Es sei aber besonders hervorgehoben, die Erweiterung der Stirnhöhle geht hauptsächlich schädelhöhlenwärts vor sich, wie schon die bloße Betrachtung zeigt.

Pacchionische Gruben.

Wie schon früher kurz erwähnt wurde, findet man am Eingang in PACCHIONIsche Gruben scharf abgeschnittene Lamellen als Zeichen stattgehabter Resorption. Bei älteren PACCHIONIschen Gruben sind diese Resorptionsflächen wieder von Parallellamellen überlagert, die sich ein Stück weit in die Vertiefung hineinziehen und dann spitzwinklig aufhören. Wieder sind es, wie bei den Gefäßfurchen, die untersten Lamellen einer Lage, die zu tiefst in die Grube hinreinreichen, während die oberflächlichsten schon früher enden (Abb. 13, Taf. 6). Der Grund der Grube wird von diesen Lamellen in der Regel nicht erreicht. Durch die Überlagerung des Eingangs durch auf die Resorptionsfläche neu abgelagerte Lamellensysteme kommt es zu einer Verengerung, der Grund der PACCHIONIschen Grube ist weiter als der Eingang, die Granulation zeigt dann Kopf und Hals, sie ist durch die Innentafel gesteckt wie ein Knopf durchs Knopfloch. Die den Eingang einengenden Lamellen beschränken sich aber nicht auf die unmittelbare Nachbarschaft der Resorption, sondern setzen sich in die übrige Innentafel fort. Ein Überbrücken des Grubeneinganges ist ausgeschlossen, weil ja auch die Dura,

das Muttergewebe der Innentafel ein Loch hat. Anders verhält es sich bei den Gefäßfurchen; das Gefäß liegt ja immer außerhalb der Dura, in der locker fibrösen Außenschicht, und wenn einmal die Gefäßbahn im Knochen so tief ist, daß das Gefäß vollkommen darin Platz hat, ist jederzeit die Möglichkeit geboten, daß von der Dura neu gebildete Lamellenlagen die Gefäßbahn überbrücken (Abb. 6, Taf. 6).

Die Diploe.

Unter diesem Namen verstehen wir gewöhnlich die schon mit freiem Auge sichtbaren, weit offenen Maschenräume zwischen Außen- und Innentafel. Bei jugendlichen Knochen zeigen die Wände dieser Hohlräume noch alle Zeichen frischer Resorption, angenagte Grundlamellenreste und aufgebrochene HAVERSsche Säulen; bei älteren Knochen sind die Wände der Resorptionsräume vielfach von neu aufgelagerten, manchmal spärlichen, manchmal in ansehnlicher Zahl ausgebildeten Lamellen ausgekleidet, die die Buchten und Kanten der Resorptionsfläche ebnen und glätten. Daneben findet man aber auch bei alten Knochen immer noch Resorptionsräume mit erhaltener Zerstörungsfläche, andere wieder, bei denen die Überkleidung mit frischen Lamellen; die Vernarbung der der Resorptionswunde, wie man sagen könnte, erst an einzelnen Stellen eingetreten ist.

Das Auftreten weit offener Maschenräume hängt weder mit dem Alter noch mit der Dicke des Knochens zusammen; kindliche, jugendliche und verhältnismäßig dünne Knochen können eine sehr breite und weitmaschige Diploe haben, alte und dicke Knochen hinwiederum zeigen mitunter auch nicht die Spur von offenen Resorptionsräumen, auch mit bewaffnetem Auge nicht, sie bestehen in der ganzen Dicke aus Kompakta. Womit das zusammenhängt, muß vorläufig unentschieden bleiben, es macht mir den Eindruck, als ob sehr rasch in die Dicke wachsende Knochen mehr zur Ausbildung einer offenen Diploe neigen.

Wenn eine deutliche Diploe im gewöhnlichen Sinne des Wortes ausgebildet ist, tun wir uns sehr leicht mit der Abgrenzung der drei Schichten der Schädelknochen, im Strukturbild ist eine scharfe Abgrenzung weder an der Innen- noch Außentafel möglich, der Übergang ist ein allmählicher. Vom Standpunkt der strukturellen Beurteilung aus sind die Begriffe Außen- und Innentafel und Diploe überhaupt nicht scharf zu fassen, denn versteht man unter Tafel einfach eine kompakte Knochenschicht ohne Rücksicht auf die Struktur, so besteht im oben erwähnten Falle eines vollständigen Mangels jeder offenen Diploeschicht der Knochen in seiner ganzen Dicke überhaupt nur aus einer Tafel,

obwohl strukturell drei voneinander ausgesprochen verschiedene Schichten unterschieden werden können; wollte man nur die von HAVERSschen Säulen freien Parallellamellenschichten als Tafeln gelten lassen, so wäre oft nur von einer Innentafel zu sprechen, denn an der Außenseite ist mitunter jede lamellöse Schichtung bereits verschwunden (Abb. 14, 17 und 29, Taf. 6 vom selben Knochen).

An der Diploe selbst läßt sich oft nicht feststellen, auf Kosten welcher Tafel ihre Breitenzunahme hauptsächlich erfolgt ist. Sie baut sich aus Bestandteilen dreierlei verschiedener Herkunft auf, zumindest was den Raum anlangt, den sie einninmmt, wenn auch später alle diese Bestandteile spurlos verschwunden sein mögen, durch ganz neues Knochengewebe ersetzt worden sind. Im allgemeinen wird man sagen können, daß der innerste Teil der Diploe an den meisten Stellen das Bälkchen- und Maschenwerk der ersten Anlage ist, zu dem dann von außen und innen das Trümmerwerk der allmählich zugrunde gehenden Parallellamellen hinzukommt. Der Beitrag zum Aufbau der Diploe, den Außen- und Innentafel liefern, ist aber offenbar in den einzelnen Abschnitten ein und desselben Knochens verschieden, da mehr von der Außentafel, dort wieder ausgiebiger von der Innentafel; manchmal läßt sich das noch feststellen an den Resten von Parallellamellen, manchmal ist jeder Einblick verwehrt. Manche Teile sind weder an Stelle der ursprünglichen Anlage getreten, noch durch Umbau von äußeren und inneren Lamellen entstanden, so daß im Innern der Nähte verknöchernde Nahtgewebe, das man allerdings auch als Fortsetzung der ursprünglichen Anlage auffassen könnte. Dann kommt es bei der Ablagerung neuen Knochens von der Dura her zu bindegewebigen Einschlüssen, Duranester, die nachträglich wieder von Knochenbälkchen und von Speziallamellen umgebenen Gefäßräumen ersetzt werden (Fig. 8×).

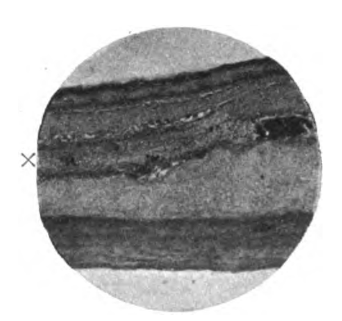


Fig. 8.
Schnitt durch das Orbitadach eines Neugeborenen. Impressio. Einschluß von Duranestern (×) zwischen dem alten und neugebildeten Knochen. Duraseite oben.

Zur Entwicklung der Juga cerebralia und Impressiones digitatae.

Die folgenden Befunde beziehen sich nur auf das Orbitadach des Neugeborenen, weitere Untersuchungen konnten noch nicht ge-

macht werden. Juga und Impressionen zeigen sich im Orbitadach bereits in der ersten Anlage. Gegenüber einer Hirnfurche treten die äußeren und innern Periostlagen weit auseinander und üppig sprossendes Bälkchenwerk erfüllt den Raum; gegen die Impression hin nimmt die Breite der Knochenanlage immer mehr ab, so daß man von einem »Aussparen« der Impression reden könnte wie bei den Gefäßbahnen. Dünne Stellen des Orbitadaches erscheinen schon beim Neugeborenen als durchaus kompakte Schichten ohne jeden Gefäßeinschluß, und es ist daher nicht zu verwundern, wenn, wie bereits früher erwähnt, im kindlichen Orbitadach der Boden der Impression überhaupt keine Diploe zeigt, sondern durchgehends aus Parallellamellen besteht; an diesen Stellen hat dann die später auftretende Diploe eine andere Entstehungsgeschichte.

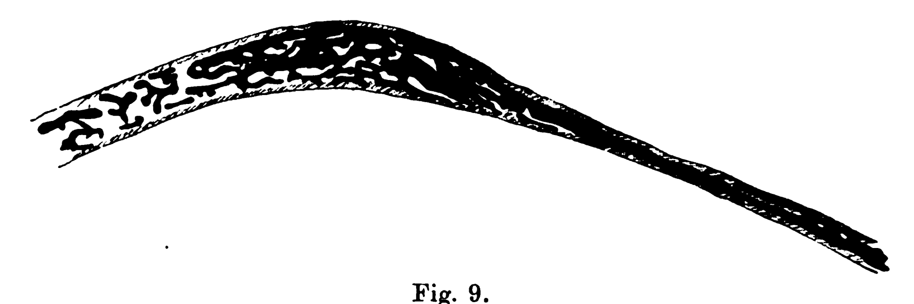


Fig. 9.
Jugum cerebr. und Imp. digit.
Schnitt durch das Orbitadach eines Neugeborenen. (Knochen schwarz.) Vergr. etwa 25 mal.
Im Druck auf 1/2 verkleinert.

Die Neubildung von Knochen muß nicht im unmittelbaren Anschluß an den bereits gebildeten erfolgen, sondern mitten in der Dura treten neue Knochenplättchen auf, zwischen sich und dem alten Knochen ganze Nester von Duragewebe einschließend. Wo neue Knochenplättchen auftreten, zeigt die Dura keinerlei Veränderung, keine Auflockerung, keine Zunahme von Gefäßen. Mitten im derben, fast trocken anmutenden Duragewebe liegen da und dort größere und kleinere Knochenscherben, am Rande von eng anliegenden, spindelförmigen Zellen umgeben, die keinen merklichen Unterschied gegen die Durazellen aufweisen; andere von diesen spindelförmigen Zellen sind schon teilweise in Grundsubstanz eingebettet und zeigen dann an diesem Ende einen hellen Hof, der lebhaft an die von Pommer geschilderten hellen Säume am Rande junger Knochenanlagen erinnert; diese Säume konnten übrigens sehr häufig am Rande junger Knochenbälkchen beobachtet werden.

Stößt ein frisch gebildetes Knochenbälkchen nur mit der einen Seite an das derbe Duragewebe, während die andere einem mit lockerem, zartem Gewebe erfüllten Hohlraum zugewendet ist. dann liegen auf der Duraseite der Knochenscherbe die bereits erwähnten spindelförmigen Zellen an, die wohl als Osteoblasten zu gelten haben, während auf der mehr freien Seite die knochenbildenden Zellen das übliche epithelartige Aussehen zeigen. Andere Formen der Osteoblasten, wie verzerrte und sternförmige, sind wohl auf den nicht ganz frischen Zustand des untersuchten Materials zurückzuführen. Allmählich lockert sich der feste Zusammenhang der Dura mit dem neugebildeten Knochenbälkchen, die Zellen stehen etwas lockerer, umgeben sich mit einem hellen Hof und werden nach und nach ganz von Grundsubstanz umlagert.

Kurze Zusammenfassung der bisherigen Ergebnisse.

Die platten Knochen der Schädelkapsel bestehen aus äußeren und inneren Grundlamellen (Parallellamellen) mit zwischengeschalteter Diploe, die aus der umgebauten ersten Anlage und den durch eingedrungene Gefäße allmählich zertrümmerten tieferen Lagen der äußeren und inneren Grundlamellen besteht. An den dünnen Stellen des Orbitadaches kann der Knochen in seiner ganzen Dicke aus Parallellamellen bestehen ohne jede Zwischenschicht. Die äußeren Grundlamellen laufen im wesentlichen der äußeren Schädelkurve parallel, während die innern den Furchen und Windungen der Gehirnoberfläche folgen. Nirgends gab sich ein Anhaltspunkt, daß tiefe Windungsmulden durch Resorption entstanden seien oder daß, ausgenommen die Pacchionischen Gruben, die Lamellen nach stattgehabter Resorption aufgelagert wurden wie die inneren Grundlamellen eines Röhrenknochens, in ununterbrochenem Zuge lassen sich die Lamellenlagen der Innentafel von der Tiefe einer Impression auf die Höhe einer Leiste verfolgen, bei geschlossener Naht setzen sie sich auch über die Nahtstelle hinweg; Sinusfurchen verhalten sich in ihrem Strukturbild wie Windungsfurchen. Die Gefäßbahnen der harten Hirnhaut sind nicht in den Knochen »eingegraben«, sondern »ausgespart«. Die Gefäßbahnen wandern mit dem Wachstum des Schädels, der vordere Ast der Mening. med. bleibt in der Nähe der Kranznaht, der über die Schuppennaht hinziehende starke Ast in der Nähe der Schuppennaht.

Die Lamellenschichten sind durch Reihen dichtgedrängter Knochenkörperchen (Schichtungszonen) in einzelne Lagen geschieden, die untereinander loser verbunden sind als die einzelnen Lamellen einer Lage. Zwei Schichtungszonen können sich unter spitzem Winkel vereinigen,

jenseits der Vereinigungsstelle ist dann die Lamellenschicht um eine Lage verringert. Zwischen zwei Schichtungszonen kann die Zahl der Einzellamellen sich allmählich vermehren, was durch die Annahme verständlich wird, daß die Lamellen sich flächenhaft spalten und in den Zwischenräumen andere Lamellen sich einschieben.

Die Diploisierung (im weiteren Sinne des Wortes) schreitet an den verschiedenen Stellen verschieden rasch fort, im allgemeinen verfallen aber die äußern Grundlamellen rascher der Einschmelzung als die innern. Bei alten Knochen können beide Lamellenschichten, äußere und innere, vollständig verschwunden und durch tertiäre Knochengewebe ersetzt sein. Die Stirnhöhle erweitert sich vornehmlich durch Abschwenken der hintern Wand gegen die Schädelhöhle hin.

Sharp. Fasern treten in wechselnder Menge und Anordnung in allen Schichten der Schädelknochen auf, sie durchsetzen auch die Schichtungszonen.

Juga cerebr. und Impress. digit. erscheinen bereits in der ersten Anlage. In der Dura treten Knochenanlagen auf ohne merkliche Änderung des Duralgewebes bzw. seiner Zellen.

II. Zur Morphologie des menschlichen Hirnschädels.

Aus den vorstehenden Untersuchungen ergibt sich, daß die Knochenstruktur der Kapselknochen weder einen Anhaltspunkt für ein intussuszeptionelles Wachstum bietet, noch auch, daß die Hirnkapsel durch Anbau von außen und Resorption von innen sich vergrößert. Weder an der Basis noch an den Seitenwänden oder am Schädeldach zeigten sich Zeichen einer Oberflächenformung durch Zerstörung bereits gebildeten Knochengewebes, im Gegenteil, überall spricht die Struktur deutlich für ein Entstehen der so mannigfaltig gestalteten Oberfläche durch Anbau. Wo eine Hirnwindung vorspringt, ist die Innentafel in bogenförmigen Lamellen herumgelegt, in die Furche wachsen die Lamellen hinein: der Knochen wächst hin, wo sich ihm Raum bietet, er ist ein Passivorgan, wie sich L. Fick ausgedrückt hat. Strukturell tritt diese trophische Plastizität aufs deutlichste in Erscheinung. Es erhebt sich nun die Frage, als was ist der Hirnschädel in seiner Gesamtheit aufzufassen und welche Wachstumsmöglichkeiten sind ihm im gewöhnlichen Ablauf des Geschehens geboten?

Die Hirnkapsel ist in ihrer Gesamtheit nicht ein Röhrenknochen, sondern ein System von Röhrenknochen. Jeder einzelne von den platten Schädelknochen kann als Röhrenknochen aufgefaßt werden, bestehend aus Grundlamellen, Speziallamellen und interstitiellen La-

mellen. Der wesentliche Unterschied gegenüber dem gewöhnlichen Röhrenknochen besteht darin, daß die Grundlamellen nicht als einheitliche geschlossene Lagen um den ganzen Umfang des Knochens herumgelegt sind, sondern in äußere und innere Oberflächenlagen geschieden sind. Wie beim Röhrenknochen die periostale Apposition zu keiner Verlängerung, sondern nur zu einer Verdickung des Knochens führt, so kann auch bei den platten Schädelknochen die periostale und durale Knochenbildung nur zu einer Verdickung niemals aber zu einer flächenhaften Vergrößerung führen. Eine Zunahme der Flächenausdehnung wäre durch bloße periostale Ablagerung bei einer nicht im Verband mit andern Knochen liegenden Knochenplatte wohl denkbar, indem die neu gebildeten Lagen über den alten Rand übergreifen, in einem geschlossenen System aber, wie es die Hirnkapsel darstellt, ist dieser Vorgang ausgeschlossen. Eine Vergrößerung des Binnenraumes kann nur durch Wachstum an den Rändern der einzelnen Knochen erreicht werden, die Nähte sind die Epiphysen des Schädels, wie bereits FRÉDÉRIC auf Grund seiner Nahtstudien vermutet hat.

Von den Nähten und der „prämaturen Synostose“.

Seit den Untersuchungen R. VIRCHOWS spielen die Nähte für die Erklärung verschiedener Schädelformen eine große Rolle. Ein Kahnkopf entsteht durch frühzeitiges Verwachsen der Pfeilnaht, ein Trigonozephalus ist auf die zu früh verwachsene Stirnnaht zurückzuführen, bei prämaturer Synostose aller oder der meisten Nähte entsteht Mikrozephalie, verwachsen die Nähte einer Schädelseite früher als die der andern, dann soll ein Schiefkopf daraus entstehen usw. Es wird also die Verknöcherung der Naht als Ursache für das Aufhören des Randwachstums angesehen.

Alle diese Schädelformen kommen auch bei offenen Nähten vor, ich erinnere nur an die von C. VOGT beschriebenen Kinder aus der Familie Moegle, mikrozephale Schiefköpfe mit offenen Nähten, ja der 10jährige Jakob Moegle hatte sogar einen ausgesprochenen Trigonozephalus mit erhaltener Stirnnaht; hier kann also die prämature Synostose nicht verantwortlich gemacht werden. Das ist eben das Unbefriedigende an all diesen Erklärungsversuchen, daß sie nur von Fall zu Fall anwendbar sind, in vielen Fällen aber vollständig versagen, ja daß sie in den meisten Fällen überhaupt durch und durch willkürlich sind. HUXLEY haben einmal zwei Schädel vorgelegen; der eine war der breiteste, der ihm je in die Hände gekommen war, der andere der längste und schmalste seiner ganzen reichen Erfahrung; der erste Schädel hatte eine geschlossene Pfeilnaht, der zweite eine offene.

Sie wirkten also geradezu wie ein Hohn der Natur auf die Rabulistik menschlicher Erklärungsversuche, aber die Schlußfolgerung Huxleys drang nicht durch: »Wenn der Schädel eines Mannes von mittlerem Alter, von unbekanntem Stamm, an dem die Pfeilnaht geschlossen ist, einem Anatomen vorgelegt wird, so besitzt dieser absolut keinen Anhaltspunkt zur Bestimmung der Zeitperiode, in welcher der Verschluß statthatte, und demzufolge ist er außerstande zu beurteilen, ob die Synostose einen Anteil an dem Zustandekommen der betreffenden Schädelform hatte oder nicht«. Man kann noch hinzufügen, daß das für alle Nähte gilt, für die Stirnnaht liegt die Grenze bereits im dritten Lebensjahre, und ferner, wenn ein kindlicher Schädel geschlossene Nähte zeigt, so wissen wir nicht, was daraus geworden wäre, wenn er weiter gelebt hätte. Noch eine Tatsache darf nicht außer acht gelassen werden: die Stirnnaht schließt sich bereits im zweiten Lebensjahre, also sehr frühzeitig, der Knochen wird an der ehemaligen Nahtstelle glatt und glänzend wie an den übrigen Teilen, die Naht verschwindet spurlos. Nimmt man einen Skaphozephalus zur Hand, mag er noch so lang und schmal sein, immer erkennt man die Nahtstellen deutlich als ehemalige Naht über die ganze Länge der Scheitelbeine, was also für die Stirnnaht gilt, soll für die »prämatur geschlossene« Pfeilnaht schon wieder nicht gelten! In diesem Falle liegt in der Annahme einer prämaturen Synostose geradezu ein innerer Widerspruch: die Naht hat sich sehr früh geschlossen, dafür ist der Schädel lang und schmal geworden, aber die Merkmale der geschlossenen Naht haben sich über die ganze Länge des Knochens weiter ausgebreitet, obwohl gar keine Naht mehr vorhanden war. Es ist eigentlich mehr als selbstverständlich, daß Nahtspuren nur soweit vorhanden sein können, so weit die Naht gereicht hat, wenn also über lange schmale Scheitelbeine hinweg der ganzen Länge entlang die Nahtspuren zu sehen sind, so kann sich die Naht erst geschlossen haben, nachdem die Scheitelbeine die endgültige Länge erreicht hatten; die Länge der Scheitelbeine kann unmöglich als Ausgleichswachstum für die geschlossene Naht gedeutet werden.

Aber trotzdem ist es unzweifelhaft richtig, daß das Randwachstum senkrecht auf die Naht vor sich geht und das Wachstum in dieser Richtung nach geschlossener Naht abgeschlossen ist. Aber ganz falsch ist es, die geschlossene Naht als Realgrund, als Ursache des Aufhörens des Wachstums anzusehen, sie ist nur der Erkenntnisgrund. Es ist jedem klar, daß z. B. ein Röhrenknochen nur so lange in die Länge wächst, so lange in der Epiphysenscheibe neuer Knorpel gebildet wird;

die Verknöcherung an sich trägt auch nicht eine Spur zur Verlängerung bei, sie ist nur ein Ersatz vorhandenen weichen Gewebes durch hartes, der Knochen ist kein autonomes, aus sich selbst herauswachsendes Gewebe, sondern ein ausgesprochenes Ersatzgewebe, sei es auf Kosten von Knorpel oder Bindegewebe. Das Längenwachstum ist nicht erst mit der Verknöcherung der Epiphysenscheibe abgeschlossen, sondern bereits mit dem Aufhören des Wachstums innerhalb des Epiphysenknorpels. Ob das Restgewebe durch Knochen ersetzt wird oder nicht, ist für das Längenwachstum ganz und gar bedeutungslos. Stellen wir uns nun eine bindegewebige Blase vor, so kann der Binnenraum durch Dehnung der Wände oder flächenhafte Vermehrung des Gewebes vergrößert werden; der erste Vorgang ist auf ein gewisses Maß beschränkt, er löst wohl nur den Wachstumsreiz aus, der zweite ist sozusagen grenzenlos. Treten nun in der bindegewebigen Wand Knochenkerne auf, deren zellige Bestandteile ja dem Bindegewebe entstammen, so kann die ganze Wand allmählich verknöchern, durch Knochen ersetzt werden, aber nur so lange, so lange Muttergewebe vorhanden ist; vergrößern wird sich der Binnenraum nicht um das Geringste, wenn nicht neben dem Ersatz durch Knochen ein gleichzeitiger Ersatz der umgewandelten bindegewebigen Elemente statthat. In den Wachstumsmöglichkeiten hat sich in der bindegewebigen Blase durch das Auftreten von Knochenkernen gar nichts geändert, man hat jetzt statt der bindegewebigen Blase ein geschlossenes System von einzelnen Knochen mit zwischengeschalteten Epiphysen. Der Wachstumsreiz wird weiter auf die ganze Wand wirken, im Knochen wird er die strukturelle Anordnung bewirken, im Nahtgewebe die Vermehrung der bindegewebigen Bestandteile und die allmähliche Umwandlung in Knochen auslösen.

Zweierlei Vorgänge sind es also, die bei der Vergrößerung des Binnenraumes des Schädels vor sich gehen: Vermehrung des Nahtgewebes und Ersatz vorhandenen Nahtgewebes durch Knochen. Nur der erste Vorgang trägt zur Vergrößerung bei, der zweite absolut nichts. Das Schädelwachstum hört auf, wenn die Vermehrung des Nahtgewebes aufhört, ob der Restbestand verknöchert oder nicht, ist für die Größe ganz bedeutungslos. Im mangelnden Wachstumsreiz des Nahtgewebes liegt die Ursache, der Realgrund für das Aufhören des Schädelwachstums nicht in der Verknöcherung, die vergrößert nur den Knochen aber nicht den Gesamtschädel, den Binnenraum.

Der Wachstumsreiz für das Nahtgewebe muß von anderswo ausgehen, nicht vom Knochen, denn die bindegewebige Schädelblase wächst lange schon bevor noch Knochen da ist.

Aus all dem, glaube ich, geht klar genug hervor, daß es gar keine »prämature Synostose« als ursächliches Moment geben kann, ein Schädel hat die und die Form, weil sich die und die Naht frühzeitig geschlossen hat, ist eine Verwechslung des Erkenntnisgrundes mit dem Realgrund, ein sophisma non causae pro causa: baculus stat in angulo ergo pluit.

Die Dicke der Schädelknochen und die Änderung ihrer Krümmungsradien.

Wüchse der Schädel neben dem Randwachstum an seinen Nähten auch noch durch Abbau von innen, so würde ein vorzeitiger Nahtverschluß bzw. Stillstand des Epiphysenwachstums ziemlich bedeutungslos bleiben, wie auch die Nähte fast belanglos sein würden, wenn die Schädelknochen vornehmlich durch intussuszeptionelles Wachstum sich vergrößern würden. Eine resorptive Aushöhlung des Innenraumes findet aber unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht statt, wie aus der Struktur unzweideutig hervorgeht.

Es findet nicht nur kein Abbau von der Innenseite statt, sondern sogar ein Anbau, der an einzelnen Stellen sehr beträchtlich ist und hinter dem äußern Anbau nicht zurücksteht. Die Schädelknochen verdicken sich nach beiden Seiten, nach außen und innen. Die Innentafel ist ein Erzeugnis der harten Hirnhaut, sie entsteht ganz unabhängig von der Außentafel. Sie ist nicht nur in ihrer äußeren Form von der Außentafel verschieden, nicht nur in ihrer strukturellen Anordnung, nicht nur in ihrem physikalischen Verhalten (härter und spröder), die Innentafel unterscheidet sich auch in ihrer chemischen Zusammensetzung von der Außentafel, eine Tatsache die ganz in Vergessenheit geraten zu sein scheint. LUCAE hat bei seiner Untersuchung der Architektur des Menschenschädels auch die chemische Zusammensetzung der drei Schichten prüfen lassen (Dr. A. E. ADERHOLDT) mit dem Ergebnis: »Endlich war bei allen eine Abnahme des phosphorsauren Kalks von der äußeren Knochentafel nach der inneren bemerkbar, wohingegen der kohlensaure Kalk das umgekehrte Verhältnis zeigte«. Der Wichtigkeit halber seien die genauen Zahlen wiedergegeben:

Nr. 5.

	Äußere Tafel	Innere Tafel
$CaO . PO^5$	56,4	54,5
$MgO . PO^5$	1,1	1,2
$CaO . CO^2$	8,6	10,0

Nr. 8.

	Äußere Tafel	Innere Tafel
$CaO . PO^5$	62,3	57,1
$MgO . PO^5$	0,7	1,1
$CaO . CO^2$	5,9	10,0

Nr. 11.

$CaO . PO^5$	55,1	43,8
$MgO . PO^5$	0,9	1,1
$CaO . PO^2$	6,9	14,1

Physikalische und chemische Eigenschaften und der strukturelle Aufbau fügen sich zu einem einheitlichen Ganzen.

Nachdem die strukturellen Verhältnisse bekannt sind, kann man sich auch durch bloße makroskopische Beobachtung leicht von der Selbständigkeit der Innentafel überzeugen. An der Innenseite von Kinderschädeln aus dem Anfang des ersten Lebensjahres sieht man, daß sich die Innentafel nicht in einem Zuge an allen Stellen zugleich anlegt, sondern da und dort glättet sich die innere Oberfläche, das Bälkchen- und Maschenwerk der ersten Anlage wird von verhältnismäßig leicht abzulösenden lamellösen Auflagerungen überlagert. Häufig sind es die Stellen späterer Juga, die ja schon in der ersten Anlage als Verdickungen zu erkennen sind, die sich zuerst mit einer glatten, glänzenden Deckschicht überlagern und sich dadurch trotz ihrer noch geringen Erhebung von den Windungsmulden deutlich abheben, in denen noch die erste Anlage bloßliegt. Allmählich werden diese glänzend glatten Stellen immer zusammenhängender, schließlich ist die ganze innere Oberfläche von einer einheitlichen, gleichförmigen Beschaffenheit, die Innentafel deckt überall die nunmehr zur Diploe gewordene erste Anlage zu und von diesem Zeitpunkt ab kommt die Diploe auch nie mehr zum Vorschein, sofern sich die Entwicklung unter gewöhnlichen Verhältnissen abspielt.

Die Innentafel ist nicht überall gleich dick, was man schon mit freiem Auge auf dem Schnitt feststellen kann und auch in der Struktur zum Ausdruck kommt. Wie schon früher ausgeführt, ist es allerdings nicht immer möglich festzustellen, wieviel von der Lamellenschicht der Innentafel bereits zu Diploe eingeschmolzen wurde, aber auch in zusammenhängenden und zusammengehörigen Lagen wechselt die Dicke der Lamellenschicht nicht unbeträchtlich von Stelle zu Stelle. Das Gleiche ist an der Außentafel der Fall; nicht nur dort, wo Muskeln ansetzen, sondern auch an den muskelfreien Stellen sind die Lamellenlagen von wechselnder Mächtigkeit.

Es wird also die Verdickung des Schädelknochens da mehr von der Außen-, dort mehr von der Innentafel bestritten, er wächst nicht durch gleichmäßige äußere und innere Auflagerung in die Dicke, sondern durch ungleichmäßige; die an verschiedenen Stellen verschieden starke Dicke des fertigen Schädelknochens ist ja schließlich eine allgemein bekannte Tatsache.

Ein Grund für die Notwendigkeit resorptiver Vorgänge an der Innentafel wird immer angeführt: die kindlichen Schädelknochen haben eine von den erwachsenen so verschiedene Krümmung, daß durch bloßes Randwachstum und Auflagerung neuer Lagen an der Außentafel die Form des Erwachsenen niemals zu erreichen wäre.

Zweifellos ist die Krümmung der kindlichen Schädelknochen eine andere als die des Erwachsenen, wenn man auch die Formen mazerierter und getrockneter Kinderschädel nicht als wahre Form hinnehmen darf. Durch die Mazeration und folgende Trocknung ändern die dünnen kindlichen Knochen oft so ihre Form, daß sie überhaupt keinen brauchbaren Schädel mehr ergeben; wenn man vor der Mazeration z. B. die Decke absägt, so paßt sie nach der Mazeration und Trocknung gar nicht mehr auf die Basis. Aber auch ein nicht aufgesägter kindlicher Schädel verliert durch die ungleichmäßige Schrumpfung der Weichteile und dadurch bedingte Verbiegung der dünnen Knochenplatten seine wahre Form, um so mehr, als da mehr da weniger große bindegewebige und knorpelige Lücken vorhanden sind, die durch ihre verschieden starke Schrumpfung in der verschiedensten Weise die dünnen Knochen verzerren und verbiegen.

Aber trotz alledem, die kindliche Schädelform ist tatsächlich von der erwachsenen in ihren Krümmungsverhältnissen abweichend, wie man es am Lebenden jederzeit feststellen kann, die Krümmungsradien sind kleiner als beim Erwachsenen, wenn auch lange nicht so stark, wie wir es von Trockenpräparaten her zu sehen gewöhnt sind.

Der Schädel des Neugeborenen ist nicht nur formveränderlich durch Über- und Untereinanderschieben der einzelnen Knochen, es ist auch jeder einzelne von den platten Knochen rein mechanisch in seinen Krümmungsverhältnissen veränderbar, es wäre also immerhin wenigstens denkbar, daß in der ersten Zeit des lebhaften Wachstums rein mechanisch die Krümmungsradien geändert werden; ob das tatsächlich der Fall ist, möchte ich bezweifeln, zumal diese mechanische Beeinflußbarkeit nicht lange vorhält und auch der kindliche Schädel noch eine vom erwachsenen abweichende Krümmung seiner einzelnen Teile aufweist, deren Ausgleich rein mechanisch nicht mehr möglich wäre.

Da nun Resorptionsvorgänge an der Innentafel nicht statthaben, muß auf andere Weise die Änderung der Krümmungen zustande kommen. Die Krümmungsradien ändern sich durch ungleichmäßigen Anbau von außen und innen.

Rein schematisch läßt sich das ohne weiteres klarmachen. Man stelle sich z. B. einen gebogenen Knochenstab vor, an dem an der hohlen Seite von der tiefsten Stelle gegen die beiden Enden hin in abnehmendem Maße, an der erhabenen Seite hingegen von der höchsten Stelle gegen die Enden hin in zunehmendem Maße neuer Knochen angebaut wird: der Knochen wächst, er wird dicker und dabei vollkommen gerade, nichts wurde mechanisch verbogen, nicht der geringste Abbau muß stattgefunden haben, das Alte wurde in das Neue eingebaut, nichts ist überflüssig geworden, nichts ist verloren gegangen. Gerade so kann ich mir aus einer gebogenen Platte eine gerade entstehen denken, die Platte ist ja nur eine Anzahl nebeneinander gelegter Stäbe. Je weniger dabei der Krümmungsradius sich ändern soll, desto weniger Anbaustoffe brauche ich. Der Einwand, durch die Auffüllung der hohlen Seite wird der Binnenraum verkleinert, ist hinfällig, weil ja gleichzeitig die Vergrößerung des Binnenraumes durch Randwachstum an den Epiphysen, in unserm Falle an den Nähten vor sich geht.

Fig. 10.
Schema der Änderung des Krümmungsradius, *a* durch Anbau, *b* durch Resorption.

Nun stelle man sich aber einmal den andern Weg vor; Abbau und Neubau, man wird gar nicht wissen, wo man anfangen soll. Es bliebe kein anderer Weg, als den neuen Stab ganz außerhalb des alten anzulegen, den alten vollständig abzubauen, und ist der alte abgebaut, dann paßt der neue schon nicht mehr zu den ja dauernd sich ändernden Verhältnissen; Schädel und Inhalt würden gar nie zusammenstimmen. Daß es einen fertigen Zustand gibt, ist doch nur eine aus der Not geborene Vorstellung, eine bewußt willkürliche, unrichtige Annahme, eine Fiktion, um überhaupt des Stoffes Herr werden zu können; in Wirklichkeit ist das Leben in stetem Fluß, jede Form eine Durchgangsform, für den augenblicklichen Gesamtzustand des Organismus zwar die beste, aber nur für den Augenblick geboren. Ein Formmerkmal, das dem

lebenden Körper dauernd eigentümlich ist, gibt es gar nicht, nur durch das Aufhören des Lebens, durch den Tod, wird die augenblickliche Form festgehalten. Wenn daher reine Merkmalsforschung betrieben wird, so sucht man etwas zu erfassen, was ständig durch die Finger gleitet, glaubt man es zu haben, dann ist das Leben aus ihm gewichen.

Nun vergleiche man den Schliff durch das Tuber front. eines Kindes: die Innentafel läuft als Sehne über den Bogen der Außentafel, innen haben sich die Krümmungsverhältnisse bereits geändert, auch außen ist die Krümmung durch die verschieden starken Lamellenlagen eine andere geworden. Mit Rücksicht auf den strukturellen Aufbau der Schädelknochen ist eine andere Art der Krümmungsänderung gar nicht denkbar. Die Innentafel ist eben keine Abbaufläche, sondern



Fig. 11.
Schliff durch das Tub. front. eines Kindes.
Knochendicke: rechts 1,8 mm, links 3,2 mm. Vergr. etwa 15 mal.
Im Druck auf 1/2 verkleinert.

eine durch Anbau wachsende Oberfläche, die durch ihre von Stelle zu Stelle wechselnde Ausbildung den Querschnitt und die Gesamtform des Knochens im Verein mit der Außentafel ändert. Das vorhin angewandte Schema ist, wie man sieht, durchaus kein willkürlich ausgedachtes, sondern in einfachen Strichen wiedergegebene Wirklichkeit.

Die morphologische Bedeutung der Innentafel.

Bisher hat es sich mehr weniger nur um die morphologische Deutung der Strukturbefunde gehandelt, das Gesamtwachstum des Schädels durch die Epiphysen, die Zunahme der Knochendicke und die Änderung der Krümmungsradien. Die Struktur des Knochens hat gezeigt, daß sich die Innentafel in weitestgehendem Maße der Oberfläche des Gehirns anschmiegt, daß ihre Oberflächengestaltung ganz und gar von den Notwendigkeiten des Binnenraumes bestimmt wird. Nach der Deutung der Struktur erhebt sich die Frage nach der morphologischen Bedeutung der Form.

So sehr sich sonst Außen- und Innentafel voneinander unterscheiden mögen, eine besonders auffallende Struktureigentümlichkeit kommt

ihnen beiden zu: die Schichtungszonen. Sie sind so auffallend, daß sie auf den ersten Blick in die Augen springen; ihre Beziehungen zu Resorptionsräumen usw. wurden bereits früher hervorgehoben. Bei andern Knochen wurden sie meines Wissens noch nicht beobachtet, sei es, daß sie überhaupt nicht vorhanden sind, sei es, daß ihnen eine ganz andere Struktureigentümlichkeit entspricht[1]. Der Name, den ich diesen Reihen dichtgedrängt stehender Knochenkörperchen beigelegt habe, ist in erster Linie nichts anderes als eine Übersetzung des Eindrucks, den sie auf den Beschauer machen; man betrachte vielleicht noch einmal die Abb. 1, 2, 7, 13, 15, 16, 21, 23, 27 u. a., Taf. 6 und man wird die Bezeichnung nicht ganz ungerechtfertigt finden. Ist die Einzellamelle das Grundelement, so ist die zwischen zwei Schichtungszonen liegende Lamellenlage eine Einheit höherer Ordnung. Wie die Jahresringe eines Baumes sieht die lamellöse Schichtung aus oder wie ein geologisches Profil. Vielleicht wiederholt sich hier im Großen, was zwischen den Einzellamellen im Kleinen sich abspielt: ein Wechsel im Fibrillenverlauf hier, ein Wechsel im Schichtenverlauf ganzer Lagen dort, das wäre noch zu untersuchen. In erster Linie drängt sich meines Erachtens die Frage auf, welche morphologische Bedeutung haben diese Schichtungszonen, und mit den Jahresringen eines Baumes bzw. dem geologischen Profil glaube ich den richtigen Vergleich getroffen zu haben. Daß die Lamellenlagen nicht auf einmal abgelagert werden, die Knochendicke nicht in einem Zuge erreicht wird, sondern allmählich, ist eine Erfahrungstatsache, aber das allein würde das Auftreten der Schichtungszonen noch nicht ganz verständlich machen, man würde sie zumindest bei andern Knochen aus demselben Grunde vermuten können. Sie scheinen mir vielmehr anzudeuten, daß das Wachstum besonders der Innentafel schubweise erfolgt, Zeiten vollständiger Ruhe wechseln mit Zeiten lebhaftesten Wachstums; die Ruhepause würde durch die Schichtungszone angezeigt, die Lebhaftigkeit des Wachstums durch die Lamellenschicht zwischen zwei Schichtungszonen. Der losere Zusammenhang (Aufblätterung), das Verhalten der Knochenkanälchen — wenn sie wirklich nicht in die tiefere Lamellenlage eindringen sollten — der Widerstand gegen die resorptive Einschmelzuung ließen sich gut zu einem einheitlichen Bilde vereinen. Ihre Zahl wechselt ständig, in gleich dicken

[1] Sie sind wohl am ehesten den Kittlinien v. EBNERs gleichzusetzen, doch fehlt ihnen meinen Boobachtungen nach die buchtige Begrenzung als Zeichen vorangegangener Resorption, während die unregelmäßig gelagerten Knochenkörperchen ganz den v. EBNERschen Befunden entsprechen. Den von den verschiedensten Untersuchern beschriebenen Grenzlinien hingegen fehlt m. W. die Zone der unregelmäßig gelagerten Knochenkörperchen.



Schichten sind da nur wenige dort sehr zahlreiche zu sehen, wie in einem geologischen Profil die vertikale Mächtigkeit der einzelnen Ablagerungen sehr verschieden sein kann. Wenn sich die Aufschüttung allmählich vollzieht, werden die seitlichen Ränder der Oberfläche der neuen Schicht mit der Oberfläche der alten zusammenstoßen, zwei Schichtungszonen verschiedenen Alters vereinigen sich. So ist es möglich, daß eine oberflächlichere, jüngere Lamellenschicht am Rande mit älteren Schichtungszonen zusammenstößt als die unmittelbar unter ihr liegende ältere (Fig. 12. Schicht von unten bei ><). Durch diese ungleiche Auffüllung kommt es aber auch zu einer Verschiebung des Tiefpunktes einer Mulde, wie wir vorhin an den Gefäßbahnen gesehen haben.

Man kommt der ganzen Frage näher, wenn man sich die morphologische Bedeutung der Innentafel überhaupt klar macht. Sie tritt als selbständiges Gebilde der harten Hirnhaut auf und verdickt den

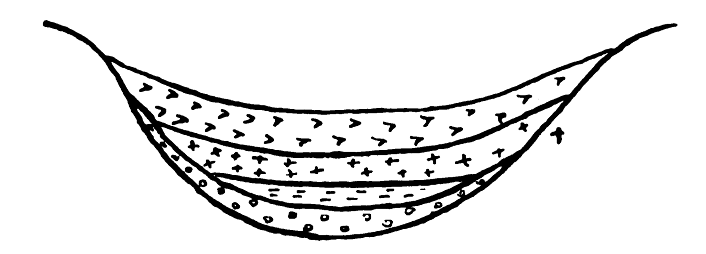


Fig. 12.
Schema der allmählichen Auffüllung einer Vertiefung.

Knochen nach innen; wenn man den Vorgang für sich allein betrachtet und sich das Randwachstum zunächst wegdenkt, so führt dieses Wachstum der Innentafel zu einer Verengerung des Binnenraumes, es ist eine zentripetale Schichtung innerhalb eines geschlossenen Raumes. Diese Verengerung des Binnenraumes kann durch zwei Umstände bedingt sein: Verminderung der Zerebrospinalflüssigkeit und Änderung des spezifischen Gewichts des Gehirns. Daß die Innenwand des Schädels auf eine Volumsabnahme des Gehirns mit Verdickung antwortet, ist eine gerade an Anatomieleichen fast täglich zu machende Beobachtung; diese Auflagerungen sind oft recht unregelmäßig und bevorzugen bestimmte Gegenden, vor allem das Stirnbein; es sind Alterserscheinungen. Aber auch unter gewöhnlichen physiologischen Bedingungen kommt es zu ähnlichen Erscheinungen, wie z. B. die Schwangerschaftsosteophyten.

Größenwachstum und spezifische Gewichtszunahme des Gehirns gehen nun tatsächlich nicht gleichzeitig nebeneinander her, sondern

nach den Untersuchungen von O. SCHAEFFER vollendet das Gehirn, soweit es die Größenverhältnisse betrifft, die erste Hälfte seiner Entwicklung (bis zum Neugeborenen) im sechsten Monat, die Hälfte seines Gewichts erreicht es erst im achten Monat. »Das Volum ist also früher fertig als die Konsistenz.« Die Gewichtsverhältnisse des Gehirns im Verhältnis zum Körpergewicht ergeben nach O. SCHAEFFER folgende Zahlen:

2. Monat	0,36 :	1,14	= 1 : 3,2
3. »	3,2 :	14,0	= 1 : 4,3
4. »	6,6 :	43,0	= 1 : 6,5
5. »	38,0 :	268,0	= 1 : 7,0
6. »	87,0 :	593,0	= 1 : 6,8
7. »	133,0 :	941,0	= 1 : 7,0
8. »	182,0 :	1261,0	= 1 : 7,0
9. »	260,0 :	2258,0	= 1 : 8,6
10. »	359,0 :	3150,0	= 1 : 8,6

»Das Gewicht nimmt also im Verhältnis ab, aber das Volumen nimmt relativ gleichmäßig in größerem Verhältnis ab; d. h. also, das Gehirn wird gegen die Geburt hin spezifisch schwerer; sein an sich bedeutender Wassergehalt muß also sich verringern.«

Wir haben also ein zweifaches Wachstum des Gehirns: Größenzunahme und Reifung, wie man wohl die Änderung des spezifischen Gewichts nennen kann, die sich nacheinander abspielen. Im Fetalleben läuft der Vorgang viel augenfälliger ab und kommt am Schädel recht deutlich zum Ausdruck. Im 4., 6. und 9. Fötalmond sind die Fontanellen besonders groß und die Nähte weit, in den Zwischenzeiten nähern sich die Knochenränder wieder (O. SCHAEFFER). Ein so sprunghaftes, plötzliches Wachsen des Schädels ist nur möglich, so lange große Teile des Schädels noch bindegewebig sind, weil, wie bereits bei den Nähten ausgeführt, nur das Bindegewebe und der Knorpel auf den Wachstumsreiz durch Zellvermehrung zu antworten vermag aber nicht der Knochen. Je kleiner die bindegewebigen und knorpeligen Lücken, desto geringer die Angriffsfläche, nach der Geburt sind nur mehr Wachstumsventile vorhanden, die Fontanellen.

In den Zwischenzeiten vergrößern sich die Knochen: die Schädelwand verdickt sich, auf immer weitere Strecken wird die bindegewebige Decke in äußere und innere Periostlagen geschieden.

Die Reifungserscheinungen setzen aber erst nach der Geburt in stärkerem Maße ein (Markscheidenbildung z. B.) und der Wassergehalt des Gehirns sinkt nach HOPPE-SEILER von 89,4 % beim Neugeborenen

auf 75% beim Erwachsenen, während das Blut z. B. nur um 2% Wassergehalt abnimmt, von 85% auf 83%.

Nach der Geburt erst tritt die Innentafel auf als Ausdruck dieser mit dem Gesamtwachstum einhergehenden durch spezifische Gewichtszunahme bedingten Verminderung des Binnenraumes, das wachsende Gehirn ist eben viel saftreicher als das fertige, wie schließlich alle jugendlichen Organe. Das Dickenwachstum des Schädels dauert aber viel länger als die Größenzunahme, es ist dasselbe Verhältnis wie im Fetalleben: »Das Volum ist früher fertig als die Konsistenz.«

Die Größe des Schädels ist bekanntlich mit dem 7. Lebensjahre annähernd erreicht, die Dickenzunahme der Schädelknochen beginnt erst recht mit diesem Zeitpunkt. Das Dauergebiß bricht durch, mit ihm setzt eine stärkere Entfaltung der Kau- und Nackenmuskulatur ein: beim Neugeborenen z. B. überragt der Schläfenmuskel nur ganz wenig die Schuppennaht, im 7. Lebensjahr erreicht er beiläufig die Mitte zwischen Sut. squam. und Tub. pariet. und erst im Beginn der Zwanzigerjahre erreicht er den Stand des Erwachsenen (Müller). Die Zunahme der Muskulatur bedingt die Verdickung der Außentafel, Leisten und Vorsprünge bilden sich, der Schädel verliert die weichen Formen der Kindheit. Was an Wachstum des Schädels über das 7. Lebensjahr hinaus noch meßbar festgestellt werden kann, dürfte zu einem nicht geringen Teile auf die Verdickung der Außentafel zu setzen sein. Das vermehrungsfähige Gewebe, das zur Vergrößerung des Binnenraumes führt, die Epiphysen sind bereits auf schmale Streifen eingeengt, die Epiphyse wird immer mehr zum ausgesprochenen »Nahtband« (R. Fick).

Die Reifung des Gehirns, die spezifische Gewichtszunahme, findet ihren morphologischen Ausdruck in der Verdickung der Innentafel: der Binnenraum wird enger. Wenn das richtig ist, muß es einen Zeitpunkt in der Jugend geben, in dem der Binnenraum größer ist als beim Erwachsenen; denn das Volum ist ja früher fertig als die Konsistenz. Auch dafür liegen Beobachtungen vor. C. Vogt erwähnt in seinen Vorlesungen über den Menschen zwei Pavianschädel, der eine im Zahnwechsel, der andere ausgewachsen. »Der Innenraum des jüngeren Schädels ist nicht nur relativ, sondern absolut größer als derjenige des älteren, so daß also, wenn dies nicht auf individueller Abweichung beruht, der Schädel eine Reduktion erfahren haben müßte« (S. 99). Vogt erinnert auch an die von Welcker gegebenen Durchschnitte dreier Orangschädel, »und wenn man dieselben genauer betrachtet, so scheint es allerdings, als ob der jüngste Schädel die größte Kapazität besäße«. W. Müller untersuchte Schädel der

Neubritannier und fand: »Merkwürdigerweise haben die Kinderschädel bei geringerer Variation eine höhere Kapazität als die weiblichen.« Allerdings meint er, daß das auf das Geschlecht zurückzuführen sei, das Geschlecht wurde aber nur geschätzt und zwar vor allem nach Erhebung dieses Befundes. Es war dabei sowohl der niederste als auch der höchste Wert bei Kindern höher als die entsprechenden Werte bei den Frauen, im Mittel überwog die Kapazität der Kinderschädel um 74 ccm. Der niederste Wert der Kinder war auch höher als der niederste Wert der Männer, wobei 98 Männerschädeln 10 Kinderschädel gegenüberstanden.

Ob ein Teil der Dickenzunahme der Innentafel auch auf Kosten der Verminderung der Zerebrospinalflüssigkeit zu setzen ist, wird sich zahlenmäßig viel schwerer feststellen lassen als die Gewichtsänderungen des Gehirns.

Die Schichtungszonen scheinen mir daher die Zeitenfolge dieser allmählichen, periodischen, konzentrischen Auffüllung der Innentafel anzuzeigen, wie die Verwitterungszonen zwischen den einzelnen Schichten eines geologischen Profils, sie zeigen uns an, was einmal an der Oberfläche gelegen hat, wieviel neu aufgelagert wurde, wie weit die neue Auflagerung sich nach den Seiten hin erstreckt hat.

Die Selbständigkeit der Innentafel macht es auch leicht verständlich, warum die For. pariet. außen vorhanden sein können, während sie innen fehlen, aus der zentripetalen Schichtung der Innentafel geht es geradezu als Selbstverständlichkeit hervor, daß Schaltknochen so häufig außen einen größern Umfang haben als innen, oder überhaupt nur mehr außen sichtbar sind, und endlich findet sich darin die einfache Erklärung für die Nahtform an der Innenwand: die Naht der Lam. vitr. zeigt dauernd eine Jugendform, weil sie mit jeder neuen konzentrischen Lamelle neu gebildet wird, die Ränder aber dabei sich immer näher rücken. Ob das Nahtband verknöchert oder nicht, ist für die Größe des Binnenraumes ganz belanglos, wenn einmal das Epiphysenwachstum endgültig aufgehört hat.

Die Schichtung der Außentafel hingegen ist zentrifugal, hier führt die bloße Auflagerung zu einer flächenhaften Vergrößerung, eine Naht wäre für die Flächenvergrößerung der Außentafel überhaupt überflüssig; unter sonst gleichen Umständen wird bei den verschiedenen Wachstumsrichtungen der beiden Schädeltafeln die Naht außen weiter klaffen als innen, das Nahtband ist keilförmig; kommt es daher zu einer Verknöcherung der Naht, dann wird sie sich innen früher schließen als außen, weil weniger Nahtgewebe zu ersetzen ist.

Durch die Absonderung der Innentafel baut sich das Gehirn gleichsam eine neue Kapsel, erst nach der Scheidung in zwei voneinander in weitem Maße unabhängige Tafeln werden am Schädel Außenwerke angebaut; die Innentafel, die neue Gehirnkapsel, unterliegt weiteren Umformungen von seiten des Inhalts. Zu den bekannten Wachstumserscheinungen des Gehirns gehört auch die Änderung der Winkelstellung der Hauptfurchen und Windungen. Beim Neugeborenen stehen die SYLVIsche Spalte, die ROLANDsche Furche und die Zentral- und Schläfewindungen steiler als beim Erwachsenen, in Anlehnung an die FRORIEPschen Schädeltypen kann man kurz sagen: das Gehirn des Neugeborenen ist mehr frontipetal, das des Erwachsenen mehr okzipitopetal. Es macht also im Laufe des Wachstums das Gehirn bei Betrachtung von links eine Drehung im Sinne des Uhrzeigers, es sind die Ausklänge der beim Keimling viel stärker ausgeprägten Krümmungsänderungen des Hirnrohres.

SCHWALBE hat nun zum erstenmal darauf aufmerksam gemacht, daß an bestimmten Stellen auch an der Außentafel das Furchen- und Windungsbild der innern Oberfläche sich abzeichnet, an Stelle eines Jugums außen eine Einziehung, an Stelle einer Impression außen eine Vorwölbung. Wie F. W. MÜLLER hervorhebt, trifft aber die von SCHWALBE behauptete »Konkordanz« des äußern und innern Bildes nicht immer zu, sondern er findet, daß »wir ein gut ausgebildetes und in bezug auf die Konkordanz zuverlässiges Relief im allgemeinen nur bei relativ jugendlichen Individuen finden, bei welchen die Knochen noch dünn und in Entwicklung begriffen sind« (S. 108). »Bei jugendlichen Individuen war die Schläfeschuppe niemals plan« (S. 82)[1].

Wie im Orbitadach treten also wohl auch an der Schläfeschuppe Juga und Impr. bereits in der ersten Anlage auf. Wenn nun im Laufe des weiteren Wachstums die Winkelstellung der genannten Furchen und Windungen sich ändert, so werden sich diese Änderungen nach Auftreten der Innentafel nur mehr an dieser kundgeben, während die an der Außenseite sichtbaren Abbilder den ehemaligen Stand beibehalten werden, soweit sie durch die Umformung der Außentafel durch den Schläfemuskel nicht überhaupt verwischt werden. Die den innern Juga äußerlich entsprechenden Sulci und die Protuberanzen der Impressionen müssen steiler stehen als das Innenbild. Die glänzenden Durchleuchtungsbilder, die F. W. MÜLLER seiner Arbeit beigefügt hat, entheben mich der Mühe, eigene Fälle auszusuchen. Sie zeigen (z. B. Fig. 7 C, S. 111 und 8 C, S. 112), daß die Protub. gyr. temp. med. steiler steht als

[1] Die Sperrungen von mir.



die entsprechende Mulde an der Innentafel, ebenso verhält es sich mit der Prot. gyr. temp. inf. Immer erscheinen die Impressionen, wenn sie mit der Oberflächenformung der Außentafel nicht übereinstimmen, von links betrachtet von den Protuberanzen im Sinne des Uhrzeigers abgedreht. Die Innentafel zeigt in diesen Fällen einen stärkeren okzipitopetalen Typus als die Außentafel, die ganze Schädelkapsel verhält sich wie zwei ineinander geschachtelte Hohlkugeln, von denen die innere gegen die äußere sich nach okzipital abdreht.

Diese Tatsache zeigt so recht augenscheinlich, wie abwegig es ist, Meßpunkte, die Beziehung zum Gehirn haben sollen wie z. B. das Inion, aus Bequemlichkeit oder noch übleren Gründen einfach schematisch nach äußeren Anhaltspunkten zu bestimmen. Der Außenschädel gibt nur in groben Umrissen die Hirnform wieder, unterliegt aber in seiner feineren Ausgestaltung in weitestgehendem Maße dem formenden Einfluß der Muskeln. Ebenso verhängnisvoll ist es, dem Muskelzug irgendwelchen gestaltenden Einfluß auf die Schädelform zuzuschreiben, man muß sich nur einmal klar gemacht haben: »Die Existenz des Muskelmechanismus beruht mit naturgesetzlicher Notwendigkeit darauf, daß zwischen den beiden Insertionspunkten des Muskels und dem Drehungspunkt oder der Drehungsachse des Gelenkes der Knochen absolut starr und unbeweglich-unbiegsam ist« (L. Fick). Auch Aebys Ansicht kann nicht genug in den Vordergrund gerückt werden: »Nerven- oder Gehirnsubstanz ist ein viel zu wichtiges und kostbares Material, um rein mechanischen Zwecken angepaßt zu werden. Ließe sich der Nachweis liefern, daß Gehirnsubstanz in solcher Weise verwendet wird, so wäre es wahrlich schade um die viele Mühe, die man sich gegeben hat, um zu erfahren, ob dieser oder jener Mensch einige Gramm Gehirn mehr besitzt als ein anderer.«

Nur hingewiesen sei im Zusammenhang mit der okzipitalwärts gerichteten Abdrehung des Gehirns auf die Form der basalen Nähte und denen der seitlichen Wand. Es sind viel mehr Schuppennähte am Schädel ausgebildet, als man gemeinhin anführt. Eine Schuppennaht ist die Fiss. petrosquam., schuppenförmig schiebt sich der basale Teil der Schläfeschuppe über den horizontalen Teil des großen Keilbeinflügels, eine Schuppennaht besteht zwischen Jugum sphen. und Lam. cribr. gleichwie zwischen Ala parva und Pars orbit. oss. front. Bei allen diesen genannten Schuppennähten schiebt sich von innen gesehen der okzipital gelegene Knochen über den frontal gelegenen, die Nahtspalte sieht nach frontal. An der seitlichen Wand besteht eine schuppenförmige Überlagerung

zwischen Stirnbein und Ala magna, zwischen Ala magna und Scheitelbein, zwischen Ala magna und Schläfeschuppe und endlich die Sut. squam. im engeren Sinne; in allen diesen Fällen schiebt sich der frontal gelegene Knochen von innen betrachtet über den okzipital gelegenen, die Nahtspalte sieht nach okzipital, im hinteren Teil der Sut. squam. wieder nach frontal. An ein und derselben Naht wechselt das Verhalten, wie z. B. an der Sut. sphenosquamosa, in deren basalen Teil die Schläfeschuppe den Keilbeinflügel überlagert, während es im aufsteigenden Schenkel der Naht umgekehrt ist. Der Schuppencharakter kann fehlen wie in der Jugend, oder durch starke Zackenbildung etwas verwischt sein, wenn er aber ausgebildet ist, dann immer in derselben Weise.

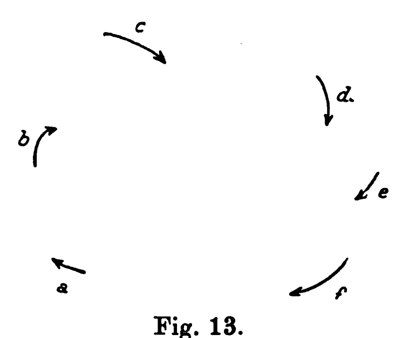


Fig. 13.
Richtung der Nahtspalten um den Schläfenlappen. *a* basaler, *b* aufsteigender Teil des Sut. spheno-squam, *c, d, e* Sut. squam. (parieto-temp.). *f* Fissura petrosquamosa.

Zeichnet man sich die Richtung der Nahtspalten heraus, die am Schläfelappen liegen, dann bekommt man ein anschauliches Bild seiner okzipitalwärts gerichteten Abdrehung (Schema).

Mit dem Auftreten der Innentafel und ihrer konzentrischen Schichtung gemäß der Reifung des Gehirns verschieben sich auch die Nahtspalten in einer anscheinend ganz gesetzmäßigen Weise. Verlaufsrichtung und Lage der Nähte stehen als Wachstumsgebiete sicherlich in einem bestimmten Zusammenhang mit der Entfaltung des Gehirns, aber so auffallend einheitlich wie gerade im Gebiet des Schläfelappens ist es doch nicht überall. Von der Lambdanaht angefangen zeigen zwar alle basalen Nahtspalten nach frontal, soweit sie überhaupt einen Schuppencharakter haben, aber im Bregmagebiet schiebt sich das Scheitelbein nicht selten unter das Stirnbein, nicht, wie man eigentlich erwarten möchte, das Stirnbein unter das Scheitelbein. Das Gebiet zeigt auch sonst Besonderheiten, im Nahtcharakter der Außentafel, Vorwölbung nach außen und innen, Verstreichen des Sulc. sag.; die große Fontanelle scheint im wahrsten Sinne des Wortes ein Wachstumsventil zu sein.

Mit dieser Verschiebung der Nahtspalten steht wohl die im ersten Teil ausgeführte Wanderung der Gefäßbahnen im Zusammenhang; der vordere Ast der Men. med. bleibt in der Nähe der Kranznaht, der über die Sut. squam. hinziehende Ast in der Nähe dieser Naht: die Gefäße bleiben in der Nähe der Epiphysen.

Zusammenfassung.

Aus der Struktur der Hirnschädelknochen geht hervor, daß sowohl äußere als auch innere Oberfläche Anbauflächen sind. Da die Schädelknochen ein geschlossenes Gehäuse bilden, dessen Innenraum vergrößert wird, bleibt für das Schädelwachstum keine andere Möglichkeit im gewöhnlichen Ablauf des Geschehens, als das Randwachstum an den Nähten, die daher als Epiphysen des Schädels zu gelten haben. Gleichwie die Röhrenknochen nur so lange in die Länge wachsen, solange neues Epiphysengewebe gebildet wird, kann eine Vergrößerung des Schädels nur so lange dauern, solange neues Nahtgewebe gebildet wird; die Verknöcherung an sich trägt zur Vergrößerung der Binnenraumes nichts bei, sie ist lediglich ein Ersatz bereits vorhandener Wandteile durch Knochen, ob das Restgewebe einer Naht verknöchert oder als Nahtband bestehen bleibt, ist für die Schädelform belanglos. Eine prämature Synostose als Ursache einer Schädelform gibt es nicht und kann es gar nicht geben, ganz abgesehen davon, daß am Schädel des Erwachsenen jeder Anhaltspunkt für die Ermittlung des Zeitpunktes der Verknöcherung fehlt und überdies alle Schädelformen, die auf frühzeitige Verknöcherung einer Naht zurückgeführt werden, auch mit offenen Nähten vorkommen.

Die Lam. vitr. ist ein Abkömmling der harten Hirnhaut, in ihren strukturellen, chemischen und physikalischen Eigenschaften von der Außentafel verschieden. Ihre Entstehung und Formgestaltung hängt aufs engste mit den Reifungserscheinungen des Gehirns zusammen. Die Innentafel allein gibt die wahre Hirnform wieder, während die Außentafel nur in groben Zügen Größe und Form zu erkennen gibt. Das Windungsrelief der Außentafel gibt beim Erwachsenen nicht immer den wahren Stand der Furchen und Windungen wieder, sondern einen den kindlichen Verhältnissen entsprechenden, die tatsächliche Form prägt sich nur mehr an der Innentafel aus und zeigt in vielen Fällen einen ausgeprägteren okzipitopetalen Typus als der Außenschädel.

Durch verschieden starken Anbau an der äußeren und inneren Oberfläche kommt es zu einer Änderung der Krümmungsradien der Schädelknochen. Da das Volumen des Gehirns früher erreicht wird als das spezifische Gewicht — Wachstum und Reifung laufen nacheinander ab —, überdauert das Dickenwachstum der Schädelknochen nach innen das Randwachstum, der Schädelraum wird enger, die Nahtränder der Innentafel nähern sich immer mehr, bei einer Verknöcherung der Nähte wird die Innenseite früher verstreichen, weil weniger Nahtgewebe zu ersetzen

ist. Die Nähte sind nach Lage und Verlaufsrichtung den Wachstumsgesetzen des Gehirns gemäß angeordnet, mit der konzentrischen Schichtung der Innentafel und der Änderung der Winkelstellung der einzelnen Hirnteile verschieben sich auch die Nahtspalten in einer anscheinend ganz gesetzmäßigen Weise und es kommt dadurch auch zur Ausbildung der Schuppennähte.

Ein gesetzmäßiger Zusammenhang besteht auch zwischen Größenwachstum des Gehirns und Durchbruch des Dauergebisses. Erst wenn der Schädel seine endgültige Größe schon beinahe erreicht hat und durch Anlage der Innentafel das ganze Gebäude eine widerstandsfähige Beschaffenheit erlangt hat, beginnt der Durchbruch des Dauergebisses, die stärkere Entfaltung der Kau- und Nackenmuskulatur bleibt ohne Einfluß auf die Schädelform, nur die Außentafel wird durch die Muskeln in der mannigfachsten Weise ausgestaltet.

Größe und Form des Hirnschädels und seine Wanddicke sind nichts Selbständiges und nach eigenen Gesetzen Veränderbares, sondern stehen immer in engster Abhängigkeit vom Gehirn. Man kann durch äußere Gewalt die Form des Gehirns beeinflussen aber nicht die Wachstumsgesetze des Schädels, man kann durch bestimmte Auswahl der Nahrung die Schädelform abändern (E. Fischer), aber diese Abänderung ist nur eine Folge der geänderten Ernährungsbedingungen des Gehirns. Was im Versuch durch geeignete Anordnung mit einem Schlage gelingt, spielt sich in der freien Natur nur in langen Zeiträumen ab, kaum merklich aber dauernd ändern sich die Umweltbedingungen und mit ihnen die Organismen, die umweltbedingten Lebensformen. Kein Nachkomme wächst unter den genau gleichen Bedingungen seiner Vorfahren auf, schon deshalb nicht, weil das Leben nicht rückgängig gemacht werden kann.

Soweit die Geschichte zurückverfolgt werden kann, hat sich die Struktur des Knochengewebes nicht geändert (Schaffer), aber andauernd ändert sich die Form, in die es gegossen wird. Stellt das Gehirn zu einem ungewöhnlichen Zeitpunkt sein Wachstum ein, so steht auch das Schädelwachstum still, die Außenwerke werden an eine ganz andere Grundform angebaut, es entsteht eine Schädelform, die einer ganz andern Art anzugehören scheint.

Auch Mollison ist jüngst zu dem Ergebnis gekommen, daß die Form des Gehirnschädels in ihren wichtigsten Merkmalen nicht von der Artverwandtschaft abhängig ist, sondern von den rein dynamischen Wirkungen des Größenverhältnisses zwischen Schädelkapsel und Schädelinhalt.

Mit den dargelegten Untersuchungen ist die Frage nach dem Wachsen und Werden des menschlichen Hirnschädels natürlich noch lange nicht erschöpft, gar manches läßt sich mit der angewendeten Untersuchungsart nicht beantworten. Ungelöst mußte z. B. die Frage bleiben, wie die an Schnittpräparaten von verschiedenen Seiten mit aller Sicherheit beobachteten Osteoklasten — auf deren Befund sich ja die Lehre von der resorptiven Erweiterung der Schädelhöhle stützt — mit dem feineren Bau des fertigen Knochens in Einklang zu bringen sind; in den Schichtungszonen liegt ja aller Wahrscheinlichkeit nach die Lösung der Frage, aus Schliffen allein läßt sich aber keine ganz bestimmte Antwort geben. Eines geht wohl mit aller Sicherheit aus dem feineren Bau des fertigen Knochens hervor, daß nämlich diese Osteoklasten keine tiefgehende Resorption hervorrufen, daß der von ihnen bewirkfe Abbau nur die Oberfläche bereits von innen angebauter Schichten betrifft; es kann sich also nur um eine oberflächliche, vorübergehende Resorption handeln, etwas anderes wurde auch tatsächlich noch nie nachgewiesen, und es erhebt sich also die Frage, welche Bedeutung hat dieser oberflächliche Abbau — vielleicht würde man besser sagen Auflockerung — wenn ihm schon keine Formgestaltung zugeschrieben werden kann, wie der fertige Knochen zeigt.

Die endgültige Beantwortung dieser Fragen muß aber andern Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Benützte Arbeiten.

Aeby, Schädelformen. Leipzig, 1867.

—— Mikrozephalie. Arch. f. Anthr., Bd. 6 u. 7.

Bischoff, v., Abhandl. d. Kgl. Bayr. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Abt., 1872.

Ebner, V. v., Sitzungsber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch., III. Abt., Bd. 72, 1875.

Fick, L., Über die Ursachen der Knochenformen. Göttingen, 1857.

—— Neue Untersuchungen. Marburg, 1858.

Fick, R., Abhandl. d. Preuß. Akad. d. Wissensch., phys.-math. Kl. Nr. 2. 1921.

Fischer, E., Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 24, Heft 1, 1924.

—— Zeitschr. f. ind. Abst - u. Vererbungsl., Bd. 33, 1924.

Frédéric, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 9 u. 12.

Froriep, A., Zur Kenntnis der Lagebeziehungen zwischen Großhirn und Schädeldach bei Menschen verschiedener Kopfform. Leipzig, 1897.

Huxley, Arch. f. Anthropol., Bd. 1, 1866.

KÖLLIKER, A., Die normale Resorption des Knochengewebes und ihre Bedeutung für die Entstehung der typischen Knochenformen. Leipzig, 1873.
LANG, F. J., Zeitschr. f. Anat. u. Entwickl., Bd. 75, Heft 3/4.
LOESCHCKE u. WEINOLDT, Beitr. z. pathol. Anat. u. allgem. Pathol., Bd. 70, 1922.
LUCAE, Abhandl. v. SENCKENB., G., Bd. 5.
MARTIN, R., Lehrb. d. Anthropol., Jena, 1914.
MOLLISON, TH., Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 25, Heft 1, 1925.
MÜLLER, F. W., Arch. f. Anat. u. phys.-anat. Abt, 1908.
MÜLLER, W., Inaug.-Diss., Berlin, 1905.
POMMER, G., Zeitschr. f. Anat. u. Entw., Bd. 75, Heft 3/4.
SCHAFFER, J., Vorles. üb. Histol. u. Histogenese. Leipzig, 1920.
—— Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-nat. Kl., Bd. 98, III. Abt., 1889.
SCHAEFFER, O., Fötal. Menschenschädel. München u. Leipzig, 1892.
SCHWALBE, G., Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 10, Heft 1, 1907.
—— Arch. f. klin. Med., Bd. 73, 1902.
THOMA, Virchows Arch., Bd. 188, 206, 212, 219, 223, 224, 225.
VIRCHOW, R., Schädelgrund. Berlin, 1857.
VOGT, C., Arch. f. Anthropol., Bd. 2.
—— Vorles. üb. d. Menschen. Gießen, 1863.
WEINOLDT, H., Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol., Bd. 70, Heft 2/3, 1922.
WELCKER, H., Wachstum und Bau des menschlichen Schädels. Leipzig, 1862.

Erklärung der Tafel 6.

Abb. 1. Sulc. art. mening. med., jugendl., horizontal.
» 2. Sulc. art. mening. med., jugendl., horizontal.
» 3. Sulc. art. im occiput., erwachsen.
» 4. Sulc. art. men. med., tiefste Stelle, erwachsen.
» 5. Sulc. art. men. med., Eingang, erwachsen.
» 6. Kindliches Stirnbein, Innentafel, mit eingewachsenem Gefäß.
» 7. Sulc. transv. sagittal, erwachsen.
» 8. Kindliches Orbitadach, Impr. digit.
» 9. Kindliches Orbitadach, Jugum cerebr.
» 10. Kranznaht, erwachsen, horizontal, Außentafel.
» 11. Kranznaht, erwachsen, horizontal, Innentafel.
» 12. Schläfeschuppe, erwachsen, Impr. gyri temp., frontal.
» 13. Erwachsenes Stirnbein, Eingang in PACCH.-Grube.
» 14. Erwachsenes Scheitelbein, Gegend d. Ang. mast., Außentafel, frontal (s. 17 und 29).
» 15. Jugendliches Scheitelbein, Jugum mit Übergang in Impr., horizontal.
» 16. Jugendliches Scheitelbein, Außentafel, horizontal.

Abb. 17. Erwachsenes Scheitelbein, Gegend d. Ang. mast. impr. digit., frontal.
» 18. Kindliches Stirnbein, Innentafel, horizontal.
» 19. Erwachsenes Okziput, Außentafel, sagittal.
» 20. Kindliches Stirnbein, Tuber, Innentafel, horizontal.
» 21. Erwachsenes Stirnbein, Hinterwand d. Sin. front., sagittal.
» 22. Erwachsenes Okziput, Jugum über Impr. poli occip., sagittal.
» 23. Erwachsenes Okziput, Impr. poli occip., sagittal.
» 24. Fossa cerebelli, erwachsen, sagittal.
» 25. Stirnbein, Bregmagegend, erwachsen, frontal.
» 26. Jugendliches Scheitelbein, Tiefe einer Impr.
» 27. Sin. frontal., vordere Wand, Außentafel, erwachsen.
» 28. Kindliches Stirnbein, SHARP.-Fasern und Randzone, Außentafel.
» 29. Erwachsenes Scheitelbein mit Impr. digit. und Gefäßresorption (s. 17).
» 30. Kindliches Stirnbein, Sulc. frontal, horizontal.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Leipzig.

Über die Bildung des Schmelzgewebes.

Von

Hans Held.

Mit 13 Abbildungen auf Tafel 7 und 8.

(Eingegangen am 30. Dezember 1925.)

1. Einleitung.

Zu den biologisch wichtigsten Bildungen im tierischen Körper gehören unzweifelhaft jene Membranen, die an der Epithel-Bindegewebsgrenze auftreten und histologisch als Basalmembranen bezeichnet werden. Entwicklungsgeschichtlich betrachtet sind sie zum allergrößten Teil und in der Hauptsache Produkte des Mesoderms. Und zu ihnen müssen alle diejenigen Grenzmembranen gerechnet werden, welche dort die basale Seite der epithelialen Abkömmlinge der embryonalen Keimblätter bedecken, wo die verzweigten Fortsätze der Bindegewebszellen sich letzten Endes vereinigen und verweben. Sie sind weiterhin dadurch ausgezeichnet, daß sie schon in sehr früher embryonaler Zeit entstehen, wie dies an der Unterfläche des oberflächlichen Epidermisblattes, im Umkreis des Darmepithels und der Derivate beider Epithelien sowie an der Außenseite des Medullarrohres der Fall ist. Hiervon macht auch die primäre Chordascheide keine Ausnahme. Sie ist kein Produkt der Chordazellen[1], sondern ein solches der gegenüberliegenden Mesodermzellen der Urwirbel, deren basalwärts aufgezweigte und zu kollagenen Bindegewebsfibrillen umgewandelte Protoplasmafortsätze sie zusammengewirkt haben. Hieran kann auch der Umstand nichts Wesentliches ändern, daß in den Chordazellen gelegentlich elastische Substanzen auftreten, welche

[1] H. HELD, Über die Entwicklung des Achsenskelets der Wirbeltiere. I. Die Bildung der Chordascheiden. Abh. d. Sächs. Akad. d. Wissensch., Math.-physik. Kl. XXXVIII, No. 5.

die Limitans chordae propria durchsetzen und in die kollagene mesodermale Chordascheide hinein geraten. Mag auch in diesem Vorgang ein allgemeiner Hinweis darauf liegen, daß die basalen Seiten der Epithelzellen der erwähnten Gruppe nicht völlig unbeteiligt sind, in der Hauptsache sind alle diese fraglichen Basalmembranen Produkte des mittleren Keimblattes. Auch das Dentin der Zähne gehört in letzter Linie zu ihnen, welches aber schon vor dem Sichtbarwerden der Höhl-v. Korffschen Fasern als eine membranöse Verdichtung der äußerst feinen kollagenen Interzellularfibrillen angelegt wird (Abb. 1) und gelegentlich von den zwischen den inneren Schmelzzellen und Odontoblasten ausgebildeten Plasmodesmen durchzogen wird.

Zu diesen mesodermalen Basalmembranen, um sie unter dieser Bezeichnung zu rubrizieren, gehören nun nicht diejenigen Bildungen, welche den basalen Umfang der Linsenzellen und den entsprechenden der Retina bedecken. Die Linsenkapsel ist ebenso wie die Membr. hyaloidea[1] eine ektodermale Basalmembran, wie die Entwicklungsgeschichte nachweist, welche in dem von den Basalfortsätzen der Linse wie des Retinablattes des Augenbechers gelieferten Gerüstwerk die sonstige Funktion der Mesodermzellen, Bindegewebsfibrillen zu bilden, verkümmert und verschwunden zeigt. Die Frage ist also jetzt, ob auch das Schmelzgewebe der Zähne eine ektodermale, wenn auch verkalkte Basalmembran bedeutet, oder ob ein besonderer Bildungsmodus hinzukommt. Nach Bonnet[2] ist der Schmelz »eine Basalabscheidung der inneren Schmelzzellen, also epithelialer Herkunft«. Wenn dies zutrifft, müßte er den ektodermalen Basalmembranen zugerechnet werden und er gehörte mit den beiden oben erwähnten Membranen, die sicherlich eine Ausscheidung oder Abscheidung von solchen Epithelzellen sind, zu einer gemeinsamen Gruppe, trotzdem er eine Hartsubstanz und jene beiden anderen Bildungen weiche, nachgiebige Häute vorstellen. Wie die Linsenkapsel und die Membr. hyaloidea entstehen, ist im Grunde genommen ein unbekannt gebliebener Prozeß. Sichergestellt ist nur, daß die anfangs an den basalen Epithelflächen erscheinenden beiden dünnen und zarten Membranen um so dicker und auffälliger werden, je mehr die Basalkegel der Linsenzellen wie der Müllerschen Stützzellen des inneren Blattes der sekundären Augen-

[1] Von Merkel (Anatom. Hefte Bd. 38, 1909) wird die Membr. hyaloidea seiner mesodermalen Membr. terminans hinzugerechnet.

[2] R. Bonnet, Lehrbuch d. Entwicklungsgesch. 2. Aufl. 1912, S. 330.

blase zurückgebildet werden, um schließlich ganz zu verschwinden, als ob sie in die fragliche Membranmasse aufgegangen wären. Aber ist andererseits jene BONNETsche kurze Definition stichhaltig? v. EBNER (1899)[1] läßt in Übereinstimmung mit KÖLLIKER (1867) den Schmelz aus dem Epithel »nach Art einer Kutikularbildung« sich entwickeln und schildert den einleitenden Prozeß der Schmelzbildung als die Abscheidung einer Substanz, die wie ein »feines Häutchen« die Epithelzellen »an ihren dem Zahnbein zugewendeten Enden« bedeckt. Nun ist aber jede Kutikularbildung das Charakteristikum der freien Seite einer Epithelzelle, während das dem Dentin zugewandte Ende der Schmelzzellen ihre basale Seite bedeutet. Ein größerer Widerspruch ist nicht denkbar. Auch J. SCHAFFER (1920)[2] läßt die inneren Schmelzzellen an ihrer Innenfläche eine »homogene, weiche Masse ablagern, welche bald in faserförmige Fortsätze der Zellen (sogenannte TOMESsche Fortsätze) als Anlagen der Schmelzprismen und in ein zwischen diesen angeordnetes Wabenwerk, die Kittsubstanz, sich sondern läßt«. Jedoch soll auch auf diesem Stadium noch die membranartige Ablagerung wie ein die Innenfläche der »Schmelzzellen überziehender zusammenhängender Kutikularsaum« sichtbar sein. Die Konsequenz dieser Auffassung wäre, daß die Substanz der Zelleiber von derjenigen der TOMESschen Fortsätze durch die fragliche Masse getrennt und abgesetzt ist. Zu allen diesen Widersprüchen kommt noch eine prinzipielle Schwierigkeit hinzu, die auf entwicklungsgeschichtlichem bzw. promorphologischem Gebiet liegt. Wie C. RABL in seinem Vortrag »Über die Prinzipien der Histologie« auf dem Berliner Anatomenkongreß 1889 ausgeführt hat, bilden alle diejenigen embryonalen Epithelien, welche als Epithel bestehen bleiben, ihre spezifischen und für die spätere Funktion so wichtigen Produkte an der freien Seite aus. Die Bildung des Schmelzes aber ist, wie KÖLLIKER in der Diskussion zu diesem Vortrage ausgeführt hat, nicht mit dieser sonst so weittragenden Lehre zu vereinbaren. Ist sie wirklich eine völlige Ausnahme des sonst allgemein gültigen RABLschen Gesetzes, oder klafft eine Lücke in dem ganzen Kreis der bisherigen Beobachtungen?

Meine folgenden Beobachtungen stellen das Problem der Schmelzbildung auf eine neue Basis, diejenige der Abb. 3. Sie zeigt bei den Bildungszellen des Schmelzes eine für ihre freien Seiten typische dichte Granulierung, welche vor der äußerlichen Ab-

[1] V. v. EBNER in KÖLLIKERS Handb. d. Gewebelehre III. 1, S. 117, 1899.

[2] J. SCHAFFER, Vorlesungen über Histol. u. Histogenese 1920, S. 357.

scheidung des Schmelzes an den basalen Seiten entsteht, dann an Mächtigkeit zunimmt und während der ganzen Schmelzbildung wirksam bestehen bleibt. Die Frage ist demnach diejenige, ob hier die eigentliche Schmelzfabrik zu suchen ist. Vor ihrer Beantwortung mögen andere zugehörige Probleme und Beobachtungen geschildert sein.

Die nachfolgenden Befunde sind an Schweineembryonen und an neugeborenen bis 20 Tage alten Mäusen gewonnen worden. Die Fixierung ist mit dem früher (1902) für die Konservierung des Gehörorgans von mir angegebenen Chrom-Formalin-Eisessiggemisch ausgeführt worden, das ich anwende, sobald der anfänglich bräunliche Farbton infolge der Bildung von Ameisensäure in eine grünliche Nuance umgeschlagen ist. Das Gemisch wirkt bei genügend langer Zeit zugleich in sehr schonender Weise entkalkend. Zur Färbung habe ich die Molybdän-Hämatoxylin-Methode angewandt, zur Einbettung Zelloidin.

2. Grenzmembranen des Schmelzepithels.

Bald nachdem das epitheliale Schmelzorgan seine Gliederung in die Schicht der äußeren Schmelzzellen, der Schmelzpulpa und der inneren Schmelzzellen erhalten hat, und weiterhin die intermediären Zellen aus der Pulpa gesondert worden sind, grenzt sich die Schicht der inneren Schmelzzellen durch die Ausbildung eines S c h l u ß l e i s t e n n e t z e s schärfer von der auf ihr liegenden Masse von Epithelzellen ab (Abb. 1). Sie erfolgt an der f r e i e n S e i t e d e r i n n e r e n S c h m e l z z e l l e n den intermediären Zellen zu, unter Erhaltung der von vornherein zwischen beiden Arten von Epithelzellen vorhandenen Interzellularbrücken, welche nicht schwächer, sondern eher stärker werden (Abb. 2) und mitunter sogar zu längeren und zugespitzten Fortsätzen der inneren Schmelzzellen werden, welche in auffälliger Weise bis zu den entfernteren Intermediärzellen hin verlaufen können. An den Rändern der inneren Schmelzzellen treten nun schwache Schlußleisten auf (Abb. 1), welche immer mehr sich ausbreiten und die länglichen Interzellularspalten des Schmelzepithels gegenüber den Intermediärzellen abschließen. Es ist keine Frage, daß dieses Schlußleistennetz der inneren Schmelzzellen demjenigen entspricht, welches sonst allgemein für die freie Oberfläche eines Epithels typisch ist. Eine Besonderheit bildet es hier nur insofern, als es in der Tiefe eines geschichteten Plattenepithels auftritt, welches aus dem Mundhöhlenepithel in Form der Zahnleiste und ihrer Schmelzorgane ab-

gegliedert wurde und hier die freien Seiten seiner tiefsten zylindrischen Zellenlage, eben der inneren Schmelzzellen, miteinander zu einer einheitlichen Grenzfläche zusammenschließt. Dem entsprechend fallen die Schlußleisten der inneren Schmelzzellen unter den Begriff der Kutikula. Und es war in dieser Hinsicht durchaus zutreffend, wenn BONNET[1] in seiner Figur 263 die Bildungszellen des Schmelzes durch eine »Kutikula« bedeckt sein ließ, die allerdings von ihm wie ein homogenes und die freien Zellflächen bedeckendes Häutchen dargestellt worden ist.

Zum Unterschied von diesem intraepithelialen Schlußleistennetz an der freien Seite des Schmelzepithels als einer späteren Bildung, ist die von den basalen Seiten seiner Zellen zusammengesetzte Membr. limitans eine ursprüngliche Grenzfläche, wie sie die Unterfläche jedes Epithels dem Mesoderm gegenüber charakterisiert. Vielleicht ist sie hier zum Unterschied von anderen Körperstellen etwas schärfer und stärker ausgeprägt (Abb. 1). Auf der BONNETschen Figur 263 ist sie als »Basalhaut« bezeichnet. Eine mesodermale Basalmembran bedeutet sie jedoch meines Erachtens nicht, weil sie von den Fußflächen der Epithelzellen selber mosaikartig zusammengesetzt wird. Insofern ist die fragliche Grenze durch das Schmelzepithel selber bestimmt; sie ist eine Limitans epithelialis propria. Aber es befindet sich unter ihr noch eine zweite, und zwar mesodermale Basalmembran (Limitans accessoria), in welcher sich nicht nur äußerst feine kollagene Fibrillen, die alle Zwischenräume der Pulpazellen und der Odontoblasten ausfüllen und die allererste Anlage des Dentins bedeuten, sondern auch viele Spitzenzweige der reich verästelten basalen Odontoblastenfortsätze zusammendrängen, um in ihr noch eine Strecke weit flächenhaft zu verlaufen. Daß hier jedoch zwei feine Grenzmembranen miteinander vereinigt sind, offenbart sich am klarsten dann, wenn beide künstlich auseinander gewichen sind (Abb. 1), eine Stelle, die auch für den Nachweis vereinzelter Interzellularbrücken zwischen inneren Schmelzzellen und Odontoblasten insofern besonders geeignet ist, als sie das Hindurchtreten solcher Plasmodesmen durch die akzessorische Basalhaut zu beobachten erlaubt[2].

---

[1] R. BONNET, Lehrbuch d. Entwicklungsgesch. 2. Aufl. 1912, S. 330.

[2] Welche der beiden Membranen von BONNET in seiner schon erwähnten Figur 263 abgebildet wurde, ist nicht mehr zu entscheiden. Jedenfalls sind beide von ihm nicht unterschieden worden. Von HENSEN wurde ja (1876) zwischen Ektoderm und Mesoderm die Membr. prima entdeckt, deren Vorkommen dann von MERKEL (1908) überall



In der Folgezeit ändert sich nun das beschriebene Grenzbild durch das Auftreten von protoplasmatischen Protuberanzen an den basalen Seiten der inneren Schmelzzellen, die fein aufgesplittert sind und mit den Basalfortsätzen des Odontoblasten an manchen Stellen kontinuierlich zusammenhängen (Abb. 2), welche wohl den schon vorhanden gewesenen, aber durch Verwachsung entstandenen Interzellularbrücken einer früheren Epoche entsprechen dürften. Schließlich sind längere Basalfortsätze aus den inneren Schmelzzellen hervorgewachsen, welche genau in der Richtung ihrer Hauptachse orientiert stehen und sich an ihrem verbreiterten Ende untereinander flächenhaft verbinden. Auf diese höchst eigentümliche Weise, die an keiner anderen Stelle irgendeiner Epithelfläche wiederkehrt, also eine wichtige Besonderheit bedeuten muß, kommt eine neue und tiefere epitheliale Grenzmembran zustande, die Membr. limitans epithel. secunda, mit welcher nun die Spitzenzweige der Basalfortsätze der Odontoblasten nach dem gleichen Modus, aber in verstärktem Grade zusammenhängen wie vorher mit der ursprünglichen Limitans propria des Schmelzepithels, die demnach als Membr. limitans epithel. prima zu unterscheiden ist und vielleicht mit der HENSENschen Membran identifiziert werden könnte. Da die Basalfortsätze der inneren Schmelzzellen etwas schwächer sind wie die entsprechenden Flächen der Zellkörper, so finden sich zwischen ihnen längliche Interzellularspalten, welche in regelmäßiger Weise angeordnet sind, enger und weiter sein können und hier und da von queren und schrägen Anastomosen der Basalfortsätze durchzogen werden. Mit den Interzellularräumen des Schmelzepithels hängen jedoch diese Längsspalten nicht zusammen. Sie sind durch ein Schlußleistennetz voneinander geschieden, welches kurz vor der ersten Bildung jener Plasmaprotuberanzen an der epithelialen Limitans prima entsteht.

---

zwischen Bindegewebe und Epithel, auch dem aus dem inneren Keimblatt hervorgegangenen, nachgewiesen wurde. Während aber HENSEN seine Membr. prima als eine ektodermale Bildung aufgefaßt wissen wollte, ließ MERKEL seine Membr. terminans ein Produkt des Mesoderms sein. Nach meinen Beobachtungen müssen allgemein zwei Lamellen entwicklungsgeschichtlich unterschieden werden, die aber miteinander zu einer einheitlichen Doppelmembran fest verklebt sind.

Nach ÖHRLEIN (Entwicklung und Histologie des Gebisses, 1924) soll die Basalmembran im Bereich der Zahnleiste (gemeint ist wohl die mesodermale oder accessoria) verschwinden, nachdem sie zunächst durchbrochen worden ist, eine Beobachtung sehr zweifelhafter Art.

Dieses basale Schlußleistennetz des Schmelzepithels[1] ist die zweite Besonderheit bei der Entwicklung des Schmelzgewebes, eine noch größere wenn man will wie die vorhin beschriebene, welche an seiner freien Seite auftritt. Immerhin, allgemein gesagt, sind beide Schlußleistennetze der inneren Schmelzzellen atypische Einrichtungen, deren biologische Bedeutung sicherlich mit der Bildung der Schmelzsubstanz irgendwie zusammenhängt. Eine morphologische Differenz beider Schlußleistennetze besteht nur insofern, als die Anteile des basalen Netzes dicker sind und tiefer in den Intercellularspalt einschneiden. Auch ist ihre Substanz weniger intensiv färbbar. Später, wenn die Hartsubstanz des Schmelzes fertig gebildet worden, ändert sich dies in ihr Gegenteil um. Die basalen Schlußleisten sind schmäler und färbbarer geworden, so daß sie mehr den typischen Kittlinien einer freien Epithelseite gleichen (Abb. 12 u. 13). Nur liegen sie ein wenig vertieft.

Alle diese bei der Umformung des Schmelzepithels auftretenden Einzelbildungen zeigen sicherlich einen histologisch wichtigen Prozess an. Es ist natürlich klar, daß die hier als Basalfortsätze der inneren Schmelzzellen bezeichneten Gebilde den seit Tomes bekannten und nach ihm benannten Fortsätzen entsprechen. Aber es ist bisher übersehen worden, daß sie sich alsbald basalwärts zu einer neuen Grenzmembran verbinden, welche erst den Abschluß dieser eigentümlichen aus säulenartig angeordneten Basalfortsätzen bestehenden epithelialen Zone dem Mesoderm gegenüber liefert, ein für die Lagebestimmung des entstehenden Schmelzes entscheidender Umstand: er wird nicht subepithelial, sondern intraepithelial abgelagert. Und geht dann das Schmelzepithel nach der Ausbildung des Schmelzgewebes und vor dem Durchbruch der Zahnkrone zugrunde, so wird endlich das merkwürdige basale Schlußleistennetz zu einem solchen der freien Oberfläche, bis das Schmelzoberhäutchen abgenutzt ist und es mit verschwinden läßt. So hängt alles einzelne in einem Ganzen zusammen[2].

---

[1] Ein solches ist bereits von Öhrlein angegeben und als »ein Schutzgitter gegen eindringende Schädlichkeiten von der Hirnpulpa her«, »möglicherweise als Filter« zur Auswahl »bestimmter zur Verkalkung notwendiger Stoffe« angesprochen worden.

[2] F. K. Studnička (»Über die Histogenese der Schmelzschicht der Säugetierzähne«. Anat. Anz. 1917) hat nur auf dem allerersten Entwicklungsstadium, auf dem noch kein Prädentin vorhanden, Interzellularbrücken zwischen den inneren Schmelzzellen und den zukünftigen Odontoblasten beobachtet, welche durch den Oberflächensaum der Zahnpapille hindurch

3. Struktur der inneren Schmelzzellen und Bildung des Schmelzes.

Abgesehen von einer wechselnd feinen bis groben Vakuolisierung des Protoplasmas, welche besonders zur Zeit der Schmelzbildung auffällig wird, zeigt die innere Schmelzzelle eine geradlinige oder wellenförmige Zentralfibrille (Abb. 3, 13,) welche in ihrer Längsachse verläuft, neben dem länglichen Kern beginnt und basalwärts bis zur Höhe des Schlußleistennetzes vordringt, wo sie entweder zugespitzt aufhört oder gelegentlich in feinere Teilfibrillen sich aufspaltet. In den Basalfortsatz selber dringt sie allem Anschein nach nicht ein. Auch eine Beziehung irgendwelcher Art zu dem basalen Schlußleistennetz ist nicht nachweisbar. Da das Schmelzorgan ein Derivat des epidermalen Mundhöhlenepithels vorstellt, und da auch sonst im Bereich der Schmelzpulpa intrazelluläre Fibrillen verlaufen, welche den

---

treten. Etwas später sind dagegen nach ihm keine Cytodesmen zwischen beiden Zellarten nachweisbar. Daß dieses nicht zutrifft, zeigen meine Beobachtungen. Weiter hat STUDNIČKA auf das Vorhandensein einer »sehr auffälligen Schicht« aufmerksam gemacht, »die den Eindruck einer vollkommen kontinuierlichen Lamelle macht« (Abb. 2, 10) und im »Innern einer Lücke« liegt, welche zwischen Schmelzorgan und Papillenoberfläche sich befinden soll. Nach allem, was ich gesehen, existiert eine solche Lücke nur an zerschrumpften Präparaten. Hier gibt es keine Membran. Die oben beschriebene Limitans epithel. secunda liegt an einer ganz anderen Stelle. Schmelzorgan und Oberfläche der Zahnpapille liegen vielmehr an einwandsfrei fixierten Präparaten unmittelbar aneinander. Wie seine Lamelle entsteht, hat nun STUDNIČKA nicht beobachten können. Aber er hat sich ihr Entstehen durch ein Auswachsen von Querästen aus den TOMESschen Fortsätzen erklärt, die sich zu einem Netz verbinden, das schließlich zur Lamelle wird. Seine fragliche Lamelle soll endlich aus »verdichtetem Protoplasma, Exoplasma« bestehen, während ich die endständige Limitans epithel. sec. zum Protoplasma der Basalfortsätze der epithelialen inneren Schmelzzellen rechne. Auch darin kann ich STUDNIČKA nicht folgen, daß er die fragliche Membran mit der alten Membrana praeformativa von HUXLEY identifiziert und behauptet, »daß sie ‚im wahren Sinne des Wortes eine Membrana praeformativa adamantinae' ‚Membrana adamantinae' der älteren Autoren« bedeutet, und daß »von ihr und nicht von den Körpern der Ameloblasten die Bildung des Schmelzepithels ausgeht«.

Auf diese Vorstellung von der Schmelzbildung mag weiter unten eingegangen werden. Was die Beschaffenheit des TOMESschen Fortsatzes anbetrifft, welcher nach STUDNIČKA kein dicker Zellfortsatz, sondern ein »büschel- bzw. pinselartiges Bündel von Zellfortsätzen« ist, so muß ich dem gegenüber hervorheben, daß er ein einheitlicher potoplasmatischer Zellausläufer ist, der aber später, wenn er erst vacuolisiert ist, gegebenenfalls in feinere Längsteile zerreißen und sich aufteilen kann.

Epidermisfibrillen gleichen, so wird mit großer Wahrscheinlichkeit die Zentralfibrille der inneren Schmelzzelle den Hornfäserchen der Epidermiszellen an die Seite zu stellen sein. Dem Interzellularspalt zu ist der Protaplasmaleib der inneren Schmelzzelle deutlich durch eine feine Membran begrenzt (Abb. 4), aus welcher sich Interzellularbrücken zu den benachbarten Schmelzzellen hin abzweigen (Abb. 13). Viel bemerkenswerter ist die granuläre Struktur, in welcher — abgesehen von feineren und gröberen Körnern zur Zeit der Schmelzbildung — die Plasmosomen einen besonders wichtigen Teil ausmachen, welche bald in Form von kleinen Einzelgranulis, bald als Körnerfäden oder kurze homogene Fäden vorkommen. Sie treten bei der Molybdän-Hämatoxylin-Färbung sehr scharf hervor und verursachen infolge ihrer höchst ungleichen Verteilungsweise einen auffälligen Zonenunterschied der ganzen Zelle. Die freie Seite der Schmelzzellen ist, wie schon eingangs hervorgehoben, äußerst dicht granuliert, während der ganze übrige Teil des Zelleibes relativ arm an Plasmosomen erscheint. Gelegentlich nur bildet sich, und zwar dicht über dem tiefen oder basalen Schlußleistennetz (Abb. 3) eine kleine Gruppe von Körnern und Körnerfäden aus. In den Basalfortsätzen der inneren Schmelzzellen sind dagegen kaum nennenswerte Mengen von Plasmosomen enthalten. Im Beginn dieser ganzen Differenzierung, welche ungefähr gleichzeitig mit der Bildung der Basalfortsätze erfolgt, ist die granulierte Zone der freien Seite noch lockerer gebaut und schmal. Zur Zeit der Schmelzbildung wird sie sehr dicht und dann so breit, daß sie den ihr zugekehrten Umfang des Kerns berührt und leicht umgreift (Abb. 3).

Vom Beginn der Schmelzbildung an kommt zu diesem primären Strukturbild eine Reihe auffälliger Veränderungen hinzu, unter denen eine verschieden grobe Vakuolisierung des Protoplasmas die wichtigste ist. Ihr negatives Bild zeigt die Figur 4, das positive die Fig. 7, auf welcher der Inhalt der Vakuolen gefärbt worden ist. Die Vakuolisierung beginnt in der freien Seite, wo sie sehr fein ausfällt, und ergreift dann sofort auch den ganzen übrigen Teil der inneren Schmelzzelle, der unter dem Kern gelegen ist (Abb. 8). Auch die Basalfortsätze sind zu dieser Zeit aber weniger grob vakuolisiert. Und was den Inhalt der Vakuolen anbetrifft, so macht sich bald gegenüber dem Anfangsstadium eine gewisse Veränderung ihrer Substanz bemerkbar, die nun in Form von runden oder ovalen Körnern färbbar sind (Abb. 9). Auch in späteren Stadien (Abb. 10, 7 rechts) tritt ein solcher Unterschied hervor. Nur liegt die Grenze nicht

mehr zwischen Zelleib und Basalfortsatz, sondern im Zelleib selbst, wo seine mehr basalen Abschnitte blaß oder kaum färbbare Vakuolensubstanzen enthalten, die vielfach tropfenartig ausgezogen und zusammengeflossen sind (Abb. 7) und auch in den Basalfortsatz gelegentlich als perlschnurartige Schilde hineinreichen. Kurz zusammengefaßt erscheint die Vakuolisierung der inneren Schmelzzelle als ein von der freien Seite her vorgeschrittener Prozeß, der schließlich die ganze Zelle ergriffen und zu der Aufspeicherung von verschieden groben Granulationen geführt hat, die aber in der ganzen Länge der Zelle von ungleicher Beschaffenheit sind, wie aus der Schwierigkeit, sie alle gleichzeitig zu färben, hervorgeht. So leicht es ist, die feinen Plasmosomen elektiv darzustellen, um so schwerer wird es, die ganze Reihenfolge der Granulationen bis in den Basalfortsatz hinein sichtbar zu machen. Dies weist auf komplizierte chemisch-physikalische Veränderungen der Produkte innerer Schmelzzellen hin. In welchen feineren Beziehungen die Plasmosomen insbesondere diejenigen der freien Seite zu ihm stehen, kommt auf den beschriebenen Präparaten nicht zum Ausdruck. Eine direkte Umwandlung von Plasmosomen zu der Vakuolensubstanz liegt anscheinend nicht vor. Die ersten und feinsten Vakuolen liegen immer zwischen den Plasmosomen der freien Zellseite.

Stellenweise findet sich nun auch in den Interzellularspalten des Schmelzepithels eine kugelig oder tropfig geformte, mitunter sogar eine netzartig verzweigte Masse von ähnlicher Färbbarkeit wie die intrazellulare Substanz. Sichere Entwicklungsstadien eines Prozesses, die dafür sprechen könnten, daß die Protoplasmen der inneren Schmelzzellen ihre Produkte nach außen hin in die Saftspalten abgeben, haben sich nicht gewinnen lassen. Die Vermutung liegt nahe, daß solche Bilder auf Artefakten infolge der Fixierung beruhen. Auch zwischen den Basalfortsätzen des Schmelzepithels finden sich solche Gebilde, deren Ausbreitung in der Fläche zunimmt, je mehr der Situs des Schmelzepithels über dem schon verkalkten Schmelz gestört worden ist, ein direkter Hinweis darauf, daß solche Bilder noch keinen normalen Wert beanspruchen können. Was nun die Bildung der Schmelzprismen selber anbetrifft, so gibt die Abb. 9 den Anfang derselben an, für den es charakteristisch ist, daß eine durch das Zusammenfließen früherer Vakuolen mit entstandene helle Substanz, in der aber noch zahlreiche dunkel färbbare Körner enthalten sind, den in Länge und Breite wachsenden Basalfortsatz erfüllt, der nun seinerseits von einer kräftigen Membran, der zukünftigen Prismenmem-

bran umschlossen und der umgebenden plasmatischen Substanz der Limitans secunda gegenüber begrenzt izt. Zunächst ist es nur das untere und oft schief nach einer Seite hin zugespitzte Ende des Basalfortsatzes, welches von jener hellen und kaum färbbaren Substanz angefüllt ist (Abb. 9), während sein aus dem Zelleib hervorgehendes Anfangsstück noch mehr protoplasmatisch beschaffen ist. Je mehr aber der zum Prisma sich ausbildende Basalfortsatz in die Länge wächst, um so mehr wird auch sein Anfangsstück in diesen Prozeß einbezogen (Abb. 10), ein sehr eigentümlicher Vorgang, der beim Schweinsembryo viel klarer zu beobachten ist als bei der Maus, wo alle Einzelteile kleiner und zarter ausgeprägt sind. Für einen tieferen Einblick in das Wesen dieses ganzen Prozesses fehlt zur Zeit das mikrochemische Untersuchungsverfahren. Morphologisch besteht jedenfalls die Umwandlung des Basalfortsatzes zum Schmelzprisma darin, daß die anfängliche helle und weiche Substanz, welche den Basalfortsatz auftreibt, in eine homogene und festere Substanz übergeführt wird, in welcher schließlich alle mikroskopischen Einzelheiten und Feinheiten aufgegangen und verschwunden sind. Ob diese Umwandlung unter dem Einfluß jener Körner erfolgt (Abb. 9), welche aus ihren Vakuolen frei werden und in die helle Substanz geraten, muß mit Recht vermutet werden. Denn sie legen sich jeweilig an an die Grenzfläche der homogenen und dunkel gefärbten Prismensubstanz an (Abb. 10), um sich dann hier abzuplatten und aufgelöst als ein neuer Zuwachs in sie überzugehen. Die Grenzfläche beider Substanzen bedeutet demnach für das Prisma eine wichtige Assimilationszone. Und sobald der Gegensatz beider Zonen ausgeglichen und verschwunden ist, wird auch dieses Wachstum des Prismas beendet sein müssen. Dementsprechend reicht am Ende des ganzen Schmelzbildungsprozesses (Abb. 13 von der Maus) die homogene verkalkte Substanz der fertigen Prismen bis an den Zelleib der inneren Schmelzzellen heran, die aber jetzt zum Unterschied von früher eine breit zusammenhängende und verkalkte Basalmembran ausgebildet haben, welche das Niveau des basalen Schlußleistennetzes erheblich überragt. Diese terminale Schlußmembran, eine ektodermale Basalmembran im obigen Sinne, ist das bekannte Schmelzoberhäutchen, in dessen Flächenbild jenes Schlußleistennetz (Abb. 12) nur einen Anteil, und zwar den oberflächlichen oder freien einnimmt.

Wie die Abb. 2 erkennen ließ, sind alle Basalfortsätze der inneren Schmelzzellen endständig in einer plasmatischen Limitans secunda vereinigt, mit welcher andererseits die Basalausläufer der Odonto-

blasten zusammenhängen, eine ganz eigenartige Grenzbildung, welche zur Zeit der beginnenden Schmelzbildung und der vollen Differenzierung der Schmelzzellenstruktur noch an Stärke zunimmt (Abb. 8 und 9). Auch die zwischen beiden Arten von Bildungszellen ausgespannten Plasmodesmen sind weiter geführt worden und reichen nun zum Teil (Abb. 8 links) durch die vakuolisierte Zone des Basalfortsatzes hindurch bis in den rein protoplasmatischen Fuß desselben hinein. Sind dann die Basalfortsätze zu jenen auffälligen und schräg zugespitzten Gebilden geworden, welche als erste Anlage der späteren Schmelzprismen aufgefaßt werden müssen, so gehen auch die äußersten Spitzen der Odontoblastenfortsätze in die hellen Zipfel dieser Gebilde über. Und ist weiterhin das Schmelzprisma infolge der hinzugekommenen Homogenisierungs- und Verkalkungsprozesse zu jenem langen Gebilde geworden, wie es die Abb. 10 erkennen läßt, so reicht endlich das Dentinkanälchen bzw. der Odontoblastenfortsatz als sein Inhalt mitten in die Substanz des Prismas hinein, um entweder mit einem einfachen oder verdickten oder gegabelten Ende in dieselbe überzugehen.[1]

Es fragt sich weiter, was während aller dieser Vorgänge aus der plasmatischen Grenzmembran wird, welche die ektodermale Zone der Schmelzbildung von der mesodermalen der Dentinbildung trennt bzw. beide in Konnex erhält. Denn daß beide Prozesse in feiner Weise zusammen arbeiten, dürfte ohne weiteres aus dem frühen Zusammenhang zwischen Schmelzzellen und Odontoblasten und seiner W e i t e r f ü h r u n g in dem Stadium der Hartsubstanzbildung bis zum erwachsenen Zustand hin hervorgehen. Nun, die plasmatische Limitans persistiert in verändertem Zustand weiter, zu dem in erster Linie die Abnahme der Färbbarkeit gehört (Abb. 10 gegenüber 8 und 9). Auch ist sie ein breiterer Streifen geworden, welcher die zugespitzten Enden der Schmelzprismen dentinwärts überzieht. Welche Beschaffenheit

---

[1] Von EBNER (Strittige Fragen über den Bau des Zahnschmelzes. Sitzungsber. d. K. Akad. in Wien, Math.-naturw. Klasse. 23. Jan. 1890), ist gemeint worden, daß »der Schmelzbildung eine Resorption des primär gebildeten Zahnbeines vorausgeht, bis die Zahnkanälchen eröffnet sind, und daß dann erst die Schmelzbildung beginnt, wobei die sich entwickelnden Schmelzkanäle im Anschluß an die eröffneten Zahnkanälchen entstehen«. EBNER hat bereits selber hinzugefügt, daß dies alles »nur Vermutungen sind, die erst durch histogenetische Untersuchungen einen festeren Boden erhalten könnten«. Die hier beschriebene Weiterbildung von Interzellularbrücken zwischen Odontoblasten und inneren Schmelzzellen gibt der EBNERschen Erklärungsmöglichkeit keine Basis.

ihr zu dieser Zeit der Schmelzbildung zukommt, einer Zeit, wo das Dentin bereits deutlich eine verkalkte und unverkalkte Zone unterscheiden läßt, ist schwer zu ermitteln. Präparate von neugeborenen und wenige Tage alten Mäusen zeigen, besonders auf Flachschnitten, daß sie zu dieser Zeit der Verhärtung des Zahnbeins von staubartig feinen Körnchen durchsetzt ist, welche die Abb. 3 am rechten Rand im Durchschnitt zeigt, ein Entwicklungsstadium, welches zugleich dem Einsetzen der Schmelzverhärtung entspricht. Vielleicht ist beides aufeinander zu beziehen, worauf die Abb. 3 hinweisen kann. Und dann wäre, wenn sich dieser Hinweis vertiefen ließe, die Verkalkung der Prismen, welche bekanntlich dem Schmelzepithel[1] zu vorschreitet, von hierher besorgt, so daß sich die Frage anschließt, inwieweit die mesodermalen und über das Dentin führenden Zuflußwege an jenem im ektodermalen Schwelzgewebe sich abspielenden Prozeß beteiligt sind.

Zum Unterschied vom Schwein finden sich bei der Maus, bei der sich sonst die Prismenbildung in prinzipiell gleicher Weise abspielt, einige bemerkenswerte Besonderheiten. Zu ihnen gehören eine erheblichere Feinheit der sekundären Limitans des Schmelzepithels und weiterhin eine im Verhältnis hierzu viel stärkere Membranisierung der Basalfortsätze. Anfangs sehr dünn (Abb. 4 rechts) wird die Membran des Fortsatzes bald sehr kräftig und derb, eine Verdickung, welche durch den Anbau körniger Substanz von der Achse her erfolgt und sehr rasch zu einer Homogenisierung des ganzen Basalfortsatzes bis zur Höhe des basalen Schlußleistennetzes vorschreitet (Abb. 4 bis zum linken Rand). Auch sind die Granulationen des sich zum Prisma umwandelnden Fortsatzes feiner wie beim Schwein, deren Verteilung im Querschnitt des Fortsatzes die Abb. 5 und 6 wiedergeben, von denen die letztere ein jüngeres Stadium anzeigt, das ungefähr der Mitte der Abb. 3 entspricht. Auch eine leicht körnige interprismatische Substanz tritt auf diesem Entwicklungsstadium hervor, welche später, wenn der Verkalkungsprozeß sich durchgesetzt hat (Abb. 7), aufgebraucht und verschwunden ist. Der Querschnitt 6 liegt etwas unterhalb der sekundären Limitans und gibt die äußersten Enden der Basalfortsätze wieder. Die Limitans selber erscheint fein und gleichmäßig granuliert, als ob sie von einer

[1] V. v. Ebner (»Das Hartwerden des Schmelzes« Österreich. Zeitschrift für Stomatologie 14. 1913) ist es gewesen, welcher mit Hilfe des Polarisationsmikroskopes nachgewiesen hat, daß die tieferen, dem Zahnbein anliegenden Partien des Schmelzes zuerst verkalken.

staubartig verteilten Substanz erfüllt wäre, die ein mehr amorphes oder undeutlich kristallinisches Aussehen zeigt und sich dadurch in bestimmter Weise von einer protoplasmatischen Granulierung, z. B. durch Plasmosomen bedingten, unterscheidet.

4. Zur Theorie der Schmelzbildung.

Zu den verschiedenen Theorien, die im Lauf der Zeit dem Problem der Schmelzbildung gewidmet worden sind, ist neuerdings eine neue hinzugekommen, welche von Studnička (1917) auf Grund seiner Vorstellung von einem »Exoplasma« aufgestellt worden ist. Bevor ich zu ihr Stellung nehme, mögen kurz die älteren Anschauungen charakterisiert sein, um den Gegensatz zu beleuchten.

Schwann ließ die Schmelzzellen, die heutigen inneren Schmelzzellen oder die Ameloblasten der Amerikaner, in die Länge wachsen und dabei an ihrem freien d. h. dem der Zahnpulpa zugekehrten Ende sich verhärten, Waldeyer (1864 und 1871) hingegen meinte im Anschluß an C. Tomes, daß die Schmelzzellen ganz verkalken und verknöchern, eine Anschauung, gegen welche Kölliker sich gewehrt hat. Er hat sie für »unmöglich« erklärt (Handbuch der Gewebelehre 1867, S. 384), »weil diese Zellen in allen Stufen der Schmelzbildung und namentlich auch dann noch, wenn derselbe ganz fertig ist, in ganz derselben Weise vorhanden sind«, ein Argument, welches heute noch ebenso frisch und schlagend ist, wie damals. Die Köllikersche Ansicht geht dahin, daß vielmehr die Schmelzzellen an ihrem freien Ende Lage um Lage sofort verkalkende Substanzen absondern, bis die ganze Schmelzfaser gebildet ist. Für das Verständnis dieses Prozesses hat Kölliker auf die »Kutikularbildung von Tieren« hingewiesen »besonders an die Kiefer von Pleurobranchus und Aplysia (Würzburger Verh. Bd. VIII), die auch aus selbständigen langen Prismen und Stäben bestehen und eine große Ähnlichkeit mit diesem Schmelze zeigen mit der einzigen Ausnahme, daß es hier die freien, bei den Schmelzzellen die der Mucosa zugewendeten Seiten der Zellen sind, die absondern«.

Dies war zu einer Zeit geschrieben und gedacht, als es noch keine Ansicht über die Polarität der Zelle gab (vgl. die Einleitung oben).

Eine gewisse Modifikation der Köllikerschen Sekretionstheorie ist die Lehre Ebners (1891). Denn trotz mancher und nicht unwichtiger Unterschiede beginnt auch nach ihr (Handbuch der Zahnheilkunde I, herausgeg. von J. Scheff jun.) die Schmelzbildung mit

der Umwandlung des Protoplasmas an dem »inneren Ende der Schmelzzellen in eine homogene Masse, die zunächst wie ein Kutikularsaum erscheint, bald aber mit der homogenen, von den Nachbarzellen gebildeten Masse zusammenfließt. Während dieses Prozesses sondert sich gleichzeitig in der unmittelbaren Fortsetzung des Protoplasmakörpers eine faserig erscheinende Substanz ab, die alsbald in der Weise verkalkt, daß unter Auftreten von körnigen Ablagerungen, welche dann zusammenfließen, ein junges Schmelzprisma zustande kommt«. Jener Fortsatz des Protoplasmakörpers ist der Tomessche Fortsatz, an dessen Abgangsstelle jedoch jener Kutikularsaum den Protoplasmakörper wie eine Membran abschließt. Ein direkter Protoplasmafortsatz der inneren Schmelzzellen ist also hiernach der Tomessche Fortsatz nicht; er steht zum Zelleib in einem merkwürdigen Verhältnis, das J. Schaffer so ausgedrückt hat, daß der einzelnen Zelle ein »deckelförmiger Aufsatz« zukommt — Kollmann hatte ihn früher als »Deckelmembran« bezeichnet —, dem erst der Fortsatz oder die »Prismenanlage aufsitzt«.

Dies ist der Rest der vorsprünglichen Köllikerschen Lehre von dem Schmelz als einer Kutikularbildung, ein Rest, der ebenso wie die ganze Anschauung unhaltbar ist (vgl. die Einleitung).

Es ist nicht so, wie es Schaffer formuliert hat, daß die »Schmelzzellen zunächst an ihrer Innenfläche eine homogene weiche Masse ablagern, welche sich bald in faserförmige Fortsätze der Zelle (sog. Tomessche Fortsätze) als Anlagen der Schmelzprismen und in ein zwischen diesen angeordnetes, zusammenhängendes Wabenwerk, die Kittsubstanz, sondern läßt« — die Tomesschen Fortsätze sind vielmehr unmittelbare Basalfortsätze der Schmelzzellen, welche durch Auswachsen aus dem Protoplasma des Zellkörpers entstehen. Ob der »Kutikularsaum« oder die »Deckelmembran« auf einer Verwechslung mit dem basalen Schlußleistennetz beruht, ist möglich, aber nicht ohne weiteres zu entscheiden.

Die erste Anlage der Schmelzprismen sind also nach meiner Meinung unmittelbare und rein protoplasmatische Basalausläufer der inneren Schmelzzellen und beziehen als solche die für die spätere Prismensubstanz notwendigen Vorstufen aus dem kernhaltigen Zellkörper, dessen freie Seite in erster Linie mit dem ganzen Vorbereitungsprozeß zu tun hat.

Ganz im allgemeinen gleicht demnach die innere Schmelzzelle einer Drüsenzelle, mag sie sein, welche sie will. Hier wie dort ist die freie Zellseite die eigentliche Fabrik für die Sekrete, welche aber

nicht wie bei der Drüsenzelle an der Oberfläche entleert wird, sondern in die basale Seite der Zelle und von hier aus letzten Endes in den Basalfortsatz gelangt, der sich dann in eigentümlicher Weise zum Schmelzprisma ausgestaltet. Ob eine einfache aber weitgehende Verschiebung der gebildeten Substanzen genügt, oder ob andererseits in dem Bereich des Zellkörpers oder in dem des Basalfortsatzes eigene und spezielle Prozesse hinzukommen, alles das entzieht sich noch jeder näheren Betrachtung.

Meine bisherigen Beobachtungen begegnen sich in weitgehender Weise mit den früher von Annel (1882) und ganz besonders von Spee (1887) gewonnenen Ergebnissen.

Daß die Bildungszellen des Schmelzes im Vorbereitungsstadium auffällige Körner führen, hat zuerst G. Annel (Beitrag zur Kenntnis der zahnbildenden Gewebe des Menschen und der Säugetiere, in G. Retzius biol. Unters. 1882) beschrieben. »Etwas grobkörnig erscheint das äußere, gewöhnlich ein wenig angeschwollene Ende der regelmäßig zylindrischen Zelle. Eine Anzahl kleiner, rundlicher stark lichtbrechender Körner verschiedener Größe kommt fast immer im Tomesschen Fortsatz oder ihm angelagert vor«. Seine Fig. 6, Abb. IV zeigt das letztere. Dann hat Graf Spee (Anat. Anz. 2. 1887. »Über die ersten Vorgänge der Ablagerung des Zahnschmelzes«) das grobkörnige Aussehen der schmelzbildenden Zellen studiert. Die Körner sind ihrem Verhalten nach »Schmelztropfen«, die sich in größeren Mengen am Pulpaende der Zellen ansammeln und sich bald zu einer »homogenen wie eine Verdickung der Zellwand sich ausnehmenden, mit Osmium schwarz färbenden Masse« vereinigen. Nach Spee sind diese Gebilde ein »organisches Stoffwechselprodukt« vielleicht eine hornartige Substanz. Zwischen den Zellen liegen keine Schmelztropfen. Nach Spee legen sich nun die »Schmelztropfen«, welche sich in gewissen Mengen an den Pulpaenden in der Peripherie des Querschnittes der Zellen angesammelt haben, aneinander und fließen zusammen, so daß eine homogene, wie eine Verdickung der Zellwand sich ausnehmende Masse entsteht, welche ein kleines noch niedriges Schmelzröhrchen darstellt. Der Tomessche Fortsatz ist nichts weiter wie der »innerhalb des letzteren liegende Teil der Zelle, enthält dabei zahlreiche noch isolierte Schmelztropfen und geht ohne scharfe Grenze in die Substanz des Schmelzröhrchens über«. Auch Andrews (s. Jahresberichte f. Anat. u. Entwickl. VI. 1900, S. 314) hat kleine Körnchen im Beginn der Schmelzbildung beobachtet, welche Kalkkörnchen sind und in dem dem Dentin aufgelagerten Teil der Amelo-

blasten entstehen sollen; sie werden zahlreicher, nähern sich dem Zellende, wo sie sich zu einer großen körnigen Masse von der Dicke der Zelle ansammeln«, umschlossen von einer hüllenartigen Kittsubstanz, die aus modifiziertem und nicht in Körnchenform kalzifiziertem Plasma besteht. Endlich wird noch »Kalkoglobulin gebildet, eine Art von Übergangssubstanz zwischen der Körnermasse der Ameloblasten und dem Schmelz«.

Eine ganz andere Auffassung von dem Prozeß der Schmelzbildung hat Studnička (1917). Nach ihm gehen die Prismen nicht aus ebensovielen Tomesschen Fortsätzen der inneren Schmelzzellen, sondern aus der Membrana praeformativa hervor, eine Schicht »extrazellulären Protoplasmas«, in welche hinein die Schmelzzellen organische und anorganische »Bausekrete« ablegen, sowohl in die eigentliche Membran, deren Entstehung aber nicht beobachtet, sondern nur gedacht und erklärt worden ist, als auch in die ausgedehnten protoplasmatischen Netze hinein, die »der Voraussetzung nach« noch hinter der M. präformativa liegen, mögen sie auch »auf keinem der Präparate deutlich zu übersehen« sein, »da sie entweder durch Bausekrete verdeckt oder nur in Form geschrumpfter Reste im Präparate sichtbar sind«. »Ungefähr in der Verlängerung der Tomesschen Fortsätze bzw. der diesen Namen tragenden Stäbchenbündel« sollen nun in dieser Membrana praeformativa eigentümliche kappenartige und bald höher gewordene walzenförmige Gebilde entstehen, die »Präemailkappen und Wälzchen mit den Prismenanlagen«, welche einzeln von »Prismenscheiden« umschlossen werden, die ebenfalls aus Anteilen der Membrana präformativa hervorgegangen sind, aber gegenseitig durch feine Interzellularbrücken zusammenhängen.

Die Hauptfrage bei der Prüfung dieser Lehre ist, was ist dies für eine Membran, in welcher sich der exoplasmatische Schmelz bilden und konfigurieren soll?

Wie oben bereits ausgeführt, hat Studnička die Entstehung dieser Membran nicht direkt beobachtet. Er hat sie nur erklärt und abgeleitet aus Seitenästen der Tomesschen Fortsätze, die sich zu einem Netzwerk vereinigen und zu einer Lamelle umbilden sollen. Gewiß gibt es, wie ich oben beschrieben habe, Interzellularbrücken zwischen den einzelnen Basalfortsätzen der inneren Schmelzzellen, die aber wie alle Interzellularbrücken hier und da, quer und schräg die Saftspalten durchziehen. Netze bilden sie nicht unter sich. Und mit der epithelialen Limitans secunda haben sie auch nichts zu tun; sie liegen und verlaufen alle epithelwärts von ihr.

Die nächste Frage ist also jetzt diejenige, ob STUDNIČKA überhaupt etwas von jener Limitans gesehen hat? Seine Abb. 2 ist durch einen Riß halbiert, so daß oben am Dentin drei Reste von Basalfortsätzen hängen geblieben sind, die an einer dunkleren Linie haften, mit welcher ich die Limitans secunda allein identifizieren könnte. Dementsprechend muß das breite Querstück, was sich in der Abb. 2 von einem Büschel von Stiften zum nächsten hinüberspannt und jene »Lamelle« vorstellen soll, etwas anderes bedeuten, einen durchgerissenen Rest oder sonst etwas unbekannt gebliebenes. Auch mit der Abb. 10, eine »Schematische Abbildung zur Histogenie der Schmelzschicht« kann ich nicht einverstanden sein. Die Limitans secunda liegt meines Erachtens unmittelbar am Dentin, dort wo die dunkle und dann gestrichelte schmale Zone eingezeichnet worden ist. STUDNIČKA läßt aber seine Lamelle an der den inneren Schmelzzellen zugewandten Außenseite seiner »Präemailkappen und Wälzchen mit den Prismenanlagen« verlaufen, quer durch die Mitte der Basalfortsätze hindurch. Was STUDNIČKA gesehen und im Sinne einer »Membrana praeformativa« gedeutet hat, ist etwas ganz anderes. Seine Linie oder Lamelle entspricht der Grenze zwischen dem vakuolisierten weichen Teil der Basalfortsätze und ihren zu Prismen homogenisierten Abschnitten (siehe Abschnitt 3), und ihr unvollständiger Anfang unten in der schematischen Abbildung 10 dem Überbleibsel einer in Wirklichkeit ganz andersartigen und vollständigeren Einrichtung. Die Einheit eines Basalfortsatzes, seine Entwicklung im Bereich der Limitans secunda und seine Umwandlung zu je einem Schmelzprisma, alles dieses ist in der STUDIČKAschen Beschreibung und Auffassungsweise nicht enthalten, bedeutet aber meines Erachtens das wesentliche in dem Prozeß der Schmelzbildung.

In seiner letzten Arbeit zum Kapitel der Entwicklung des Schmelzgewebes hat EBNER (s. J. SCHEFF jun., Handbuch der Zahnheilkunde I 1922), die STUDNIČKAsche Auffassung als eine mögliche Ansicht bezeichnet, die schon als solche von WILLIAMS (1893) für Muschelschalenprismen ausgesprochen sei, welche aus einer »anfänglich formlosen Ausscheidung der Bildungszellen sich herauskristallisierten (vgl. auch BIEDERMANN, Allg. Zeitschr. f. Physiol. 1902).« Es mag diese Angabe dahin gestellt bleiben. Für den Schmelz der Säugetiere trifft jedenfalls ein solcher Bildungsmodus nicht zu.

EBNER hat seiner Besprechung noch hinzugefügt, daß die STUDNIČKAsche Behauptung von einer »Prismenscheide« auf einer Täu-

schung beruhe. Nun, in dieser Detailfrage stehen meine Beobachtungen auf der Gegenseite. Auch ich lasse jedes Prisma von einer Prismenmembran umschlossen sein, die aber nicht aus der Membrana praeformativa, sondern aus der Verdickung der feinen, den Basalfortsatz umschließenden Membran hervorgeht. Nur indirekt, in biologischer Hinsicht könnte die epitheliale Limitans secunda bei dem Wachstum des Basalfortsatzes beteiligt sein. Bei STUDNIČKA ist aber die Prismenscheide sackartig geschlossen, auch seiner Membrana praeformativa zu, also in der Richtung zu den inneren Schmelzzellen hin. Dies ist sicherlich unzutreffend. Denn es setzt sich, wie meine Abb. 9 und 10 wiedergeben, die Prismenscheide in die Membran des protoplasmatischen Fußstückes des Basalfortsatzes usw. fort. Auch Interzellularbrücken habe ich nicht gesehen (Abb. 11). Die gegenseitigen Prismenmembranen laufen enger oder weiter nebeneinander her, nur durch eine interprismatische Substanz zusammen gehalten, die einschließlich der die Prismenenden dentinwärts umgebenden und bedeckenden Lage den entwicklungsgeschichtlichen Rest der epithelialen Limitans secunda darstellt. In dem histologischen Streit, ob der fertige Schmelz aus Prismen und einer interprismatischen Kittsubstanz besteht (EBNER, SMOECKER) oder, wie WALKHOFF will, nur aus Prismen aufgebaut ist, an denen dann eine kortikale und eine axiale Substanz zu unterscheiden wären, stellen sich meine Beobachtungen aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen auf die erstere Seite. Wie es mit den neuerdings noch im Schmelzgewebe beobachteten »Fibrillenbüscheln«, »Plasmabüscheln«, »Fibrillenschichten« usw. bestellt ist und ihrer Möglichkeit, sie ebenfalls auf Differenzierungen der sekundären Limitans zurückzuführen, solche Spekulationen auszumalen, liegt außerhalb dieser histogenetischen Studie. Letzten Endes spitzt sich bei allen diesen Einzelfragen alles auf die Beschaffenheit der sekundären Grenzmembran zu. Sie aufzuklären und zu verfolgen, ist demnach eine nicht unwichtige Aufgabe. Meine Beobachtungen zeigen nur, daß sie im Anfang protoplasmatischer Natur ist und zur Zeit der Prismenverkalkung von einer staubartig verteilten Menge feinster Körnchen durchsetzt ist. Welche Rolle sie im Stoffwechsel der erwachsenen Zahnkrone spielt, wäre eine weitere wichtige Untersuchung. Denn nach der Rückbildung des Schmelzepithels ist das Schmelzgewebe dem Gewebe des Zahnbeins angeschlossen und bezieht von ihm bzw. von den Einrichtungen der Zahnpulpa her mit ihren Odontoblasten und Gefäßen den für ihren Stoffwechsel nötigen Saftstrom.

Auch dann, wenn man berücksichtigt, daß die in den Dentinkanälchen laufenden Basalfortsätze der Odontoblasten letzten Endes in das Innere der Schmelzprismen eindringen — es könnte sich nach den bisher bekannt gewordenen Tatsachen immer nur um eine Anzahl, nicht um alle handeln — ist die Frage der Schmelzernährung noch nicht gelöst. Hier kann nur die biologische Erforschung der sogenannten »Kittsubstanz« zum Ziele führen, welche sich entwicklungsgeschichtlich als ein Derivat der zur Limitans epithelialis sec. vereinigten Basalfortsätze der inneren Schmelzzellen erwiesen hat, an dem die entsprechenden Ausläufer der mesodermalen Odontoblasten aber einen gewissen Anteil haben.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 7 und 8.

Abb. 1. Schweinsembryo. Aus einem axialen Längsschnitt durch den Zahnkeim. Apochr. 2 mm, Ap. 1,4. Oc. 6.

Abb. 2. Von demselben Embryo. Etwas älteres Stadium. Differenzierung des Schmelzepithels. Dieselbe Vergrößerung.

Abb. 3. Maus, neugeboren. Querschnitt durch die Zahnkronenanlage eines unteren Incisivus. Dentin rechts. 2 mm, Oc. 8.

Abb. 4. Maus, 5 Tage. Dentin unten. 2 mm, Oc. 8.

Abb. 5 und 6. Maus, 5 Tage. Zwei Flachschnitte, welche die Anlagen der Schmelzprismen dicht über der M. lim. sec. quer getroffen haben. 2 mm, Oc. 8.

Abb. 7. Maus, 5 Tage. Links: Färbung der Schmelztropfen in den inneren Schmelzzellen. Unten zu beiden Seiten der längs getroffenen Schmelzprismen je eine Reihe quer getroffen. Rechts: Dentin unten (hell) mit dem Übergang der Spitzenzweige von Odontoblastenfortsätzen in den schwarz gefärbten Schmelz. 2 mm, Oc. 8.

Abb. 8—10. Schweinsembryo. Entwicklung der Schmelzprismen. Längsschnitt. Dentin unten. 2 mm, Oc. 12.

Abb. 11. Von demselben Embryo. Querschnitt durch die Prismenenden. Dieselbe Vergrößerung.

Abb. 12. Maus. Schlußleistennetz des Schmelzoberhäutchens (bei einem noch nicht durchgebrochenen Zahn) im Flächenbild.

Abb. 13. Maus. Längsschnitt durch Schmelzepithel und Oberhäutchen. 2 mm, Oc. 8.

(Aus dem Anatomischen Institut zu Kiel.)

Über die Bildung der Decidua capsularis und die Schicksale des Embryonalknotens bei der Implantation des menschlichen Eies.

Von

Wilhelm von Möllendorff.

Mit 7 Textfiguren.

(Eingegangen am 19. Dezember 1925.)

Die Übersicht, die H. Peters im Arch. f. Gynäkol. Bd. 124 (1925) über die seit Erscheinen seiner berühmten Arbeit (1899) zu dem obigen Thema neu beigebrachten Daten gibt, könnte den Eindruck erwecken, als wenn die Forschung trotz der genauen Beschreibung einer beträchtlichen Anzahl junger menschlicher Eier den Vorgang der Implantation nicht wesentlich dem Verständnis näher gebracht hätte. Es soll hier nun nicht eine Art von Korreferat gegeben werden, vielmehr kommt es mir darauf an, an Hand der bisherigen Ergebnisse und einiger neu hinzugetretener Tatsachen, zu zeigen, daß gerade dieser Vorgang in wichtigen Einzelheiten sich klarer darstellt, als die lebhafte Diskussion der letzten Jahre vermuten läßt. Ich muß mich dabei wesentlich mit den Arbeiten von O. Grosser, Th. H. Bryce, P. Meyer und J. H. Teacher auseinandersetzen.

Bis vor wenigen Jahren galt es als ausgemacht, daß das Schleimhautloch, das der Keim beim Eindringen zum Durchtritt wählt, durch ein Koagulum geschlossen wird, das aus Deziduaresten, geronnenem Blute und koagulierten Gewebsresten bestehe und sich noch längere Zeit als »Schlußkoagulum«, »Gewebspilz« erhält. Ich habe infolge der Erfahrungen am Ei SCH (1921) gegenüber dieser Auffassung nachzuweisen gesucht, daß im Gegenteil das »Schlußkoagulum« durch langsame Nekrose und Abstoßung der primären Deziduadecke entstanden sei, wodurch sich auch erklären läßt, daß die Ausdehnung

des »Pilzes« oft viel größer ist, als es der Größe der ersten Einbruchspforte entsprechen kann. Ich habe diese Auffassung inzwischen (1924) durch die Befunde am Ei WO glänzend bestätigt gefunden, indem die graphische Rekonstruktion der Capsularis ergab, daß der »Pilz« tatsächlich breit mit der umliegenden Dezidua zusammenhängt und auf der gegenüberliegenden Seite abgequetscht wird. Ferner zeigten besondere Färbungen sehr klar, daß die maschige Grundstruktur des Pilzes nicht koaguliertes unorganisiertes Material ist, sondern durch Austrocknung zusammengeschrumpftes Grundgewebe der Dezidua, in dessen Maschen massenhaft freie Zellen liegen (sogenannte Leukozyten).

In seiner ausführlichen Besprechung der Fibrinoidfrage kommt O. Grosser auch auf meine Feststellungen zu sprechen, und wenn er mir auch zutraut, daß ich Dezidua erkennen kann, so ist doch seine Darstellung geeignet, meine diesbezüglichen Befunde in Zweifel zu ziehen. Es ist ganz gewiß zuzugeben, daß die färberische Ausdifferenzierung allein kein Recht gibt, bei Mallory — blau, bei Silberfärbungen schwarz gefärbte Netze als mütterlich anzusehen — und in dieser Beziehung verdienen die Angaben von Graf Spee und O. Grosser alle Beachtung. Auf die Struktur der primären Decidua capsularis können aber diese Ausführungen Grossers nicht bezogen werden, weil hier zu dem färberischen Befund einmal der kontinuierliche Übergang der besagten Struktur in mütterliches Gewebe, ferner die topographische Lokalisation entscheidend sind. Die Grossersche Feststellung bezieht sich auch auf die Unterscheidung von fetalen und maternen Strukturen und auf diese Unterscheidung habe ich (im Gegensatz zu Keibel) bei meinen Ausführungen gar keinen Wert gelegt. Und gerade bei meiner Deutung des Pfropfes, auf den ich unten noch zu sprechen komme, als aus Deziduazellen bestehend, spielt die Ausdifferenzierung der fraglichen Netzstruktur gar keine Rolle, schon aus dem Umstande, weil sie hier gar nicht vorhanden ist. Die Grossersche Argumentation, soweit sie gegen meine Ableitungen gerichtet ist, beruht also auf einem Mißverständnis meiner Arbeit.

Das Zellbild, das wir in der primären Decidua capsularis junger Eier antreffen, dessen Mannigfaltigkeit im »Gewebspilz« am größten zu sein pflegt, ist durchaus verständlich; man muß hierbei die neueren Erfahrungen berücksichtigen, die sich auf die Umformung des »ruhenden« Bindegewebes beziehen, wenn in ihm abnorme Stoffwechselbedingungen gesetzt werden. Ich selbst habe (1925, 1926) am Mäuse- und Kaninchenbindegewebe zeigen können, daß bei starken Reizen massenhaft »Leukozyten« aus dem Fibrozytennetz gebildet werden, die dann zerfallen, daß daneben aber kleinere und größere Rundzellen gebildet werden (Polyblasten, Makrophagen), von deren größeren Formen aus eine Regeneration des Fibrozytennetzes möglich ist. Dieses wird nämlich bei einem plötzlich einsetzenden starken Reiz gesprengt und wandelt sich in die genannten Zellformen um. Wie liegt es nun an der Eintrittspforte des Eies? Die plötzliche Wirkung des Trophoblastes bei der Implantation sprengt das Zellnetz (Implantationskrater); durch die Verlagerung der

Trophoblastwirkung in tiefere Schichten klingt der Reiz in der Capsularis zunächst ab, so daß sich hier die aus dem Fibrozytennetz gesprengten Zellen besonders am Orte der geringsten Trophoblastwirkung (gegenüber dem Embryonalknoten beim Ei SCH) relativ gut erhalten. Daher die auffallend lange an der Eintrittspforte sichtbar bleibenden Deziduazellen (Pfropf, Operculum nach TEACHER). Auch das durch die Trophoblastwirkung zu Fibrinoid umgewandelte Material wird im Capsularisgebiet weniger schnell beseitigt als in der übrigen Umgebung des Eies, weil hier noch ein wichtiger Faktor sich mehr und mehr geltend macht: die mangelhafte Gefäßversorgung der Capsularis. Diese bewirkt dann auch die Anhäufung der Zerfallstoffe des mütterlichen Gewebes und damit die rege Zellumwandlung in dieser Region. Daß hierbei vorzugsweise polymorphkernige Formen entstehen entspricht gemäß den Anschauungen A. BENNINGHOFFS (1922), die ich (1925, 1926) vollkommen bestätigen konnte, dem Umstand, daß Störungen im Betriebsstoffwechsel sehr oft zu Kernpolymorphie und Kernzerschnürung führen. Ich glaube deshalb, daß die oft so reichlich anzutreffenden polymorphkernigen Formen nahezu sämtlich lokal entstanden sind.

Ich kann hier nicht näher auf die interessanten zyklischen Umwandlungen des Bindegewebes in der Uterusschleimhaut eingehen, möchte nur betonen, daß man im Lichte der neueren Erfahrungen am Bindegewebe und aus Gewebskulturen, die Deziduazellen als Reizformen auffassen muß, die unter dem Einfluß der starken Beanspruchung des Bindegewebes aus dem Fibrozytennetz entstehen.

H. PETERS hat, soviel ich sehe, meine Darstellung insofern mißverstanden, als er mir vorwirft, ich hielte den später zu besprechenden Pfropf für eine allgemein bei allen Eiern wesentliche Verschlußbildung. Das Gegenteil ist richtig; ich habe klar darauf hingewiesen, daß der Pfropf (TEACHERS Operculum) keine konstante Bildung ist, wenigstens nicht in der Form, wie er beim Ei WO ausgebildet ist. Unabhängig davon ist aber die Frage, wie der PETERSsche Gewebspilz zustande kommt; es ist auch nicht richtig, daß TEACHERS Operculum mit dem Gewebspilz verglichen werden kann, wie PETERS annimmt. Als Operculum bezeichnet T. eine bestimmte Zellgruppe, die aber mit dem Gewebspilz nur lose in Zusammenhang zu bringen ist. Es ist auch ganz irreführend und entspricht nicht den Tatsachen, die Füllung des Implantationskraters beim Ei SCH als etwas dem Gewebspilz Ähnliches hinzustellen. PETERS hat auch nicht den Versuch unternommen, meine Strukturdeutung des Gewebspilzes, die ich mich für berechtigt halte, auf alle bisher beschriebenen Bildungen dieser Art zu übertragen, zu widerlegen. Das Wesentliche ist dabei doch, daß sämtliche als Schlußkoagula bezeichneten Bildungen für eine primäre Entstehung aus einem Blutstropfen an der Eintrittsöffnung viel zu groß sind. Ich verweise auf die Abb. 13 meiner Arbeit (1921) über das Ei SCH,

die meine Ansicht klar wiedergibt. Grossers (1925) einziges gegen diesen Teil meiner Ausführungen gerichtetes Argument, daß für das Vorwachsen der sonst im Absterben begriffenen Dezidua jede Analogie fehle, verstehe ich nicht. Die im Absterben begriffenen Teile der Dezidua (meine primäre Decidua capsularis) wachsen auch nach meiner Theorie nicht vor, sie werden vielmehr abgequetscht, was im übrigen keine Theorie, sondern Tatsache ist. Ersetzt wird sie dagegen durch gesunde, von den Seiten her sich vorschiebende Dezidua, die aus Zonen kommt, in denen Trophoblastwirkungen die Zirkulation noch nicht unterbrochen haben.

Es ist aus Vorstehendem ersichtlich, daß ich die Frage der Entstehung des Petersschen Gewebspilzes scharf trenne von der zweiten in Diskussion stehenden Frage nach dem Pfropf, den Teacher als Operculum bezeichnet und für eine Bildung erklärt, die die größte Bedeutung für den Verschluß der Implantationslücke habe und deshalb eine allgemein vorkommende Struktur sei. Eine ähnliche Auffassung vertrat schon Schlagenhaufer und neuerdings P. Meyer. Auch Grosser hat sich neustens zu dieser Auffassung bekannt und darauf eine neue (die zweite) Umschematisierung meines Ei SCH begründet. Ich muß dieselbe ebenso scharf ablehnen, wie ich dies (1925) mit dem ersten derartigen Versuche Grossers getan habe.

Die Teachersche Theorie habe ich bereits ausführlich kritisiert und abgelehnt (1925). Ich muß heute nur einige Ergänzungen hinzufügen, die teils das hierherzurechnende Tatsachenmaterial betreffen, teilweise Angriffe abwehren sollen, die gegen meine eigene Darstellung gerichtet worden sind. Die fraglichen Zellen, die Schlagenhaufer, Teacher, P. Meyer und Grosser als Trophoblastzellen, ich selbst als Deziduazellen deuten, liegen nach Teacher bei manchen Eiern unmittelbar dem Chorionmesoblast an (so bei Schlagenhaufer, Bryce-Teacher II, P. Meyer, Ei WO-Möllendorff), teils sind sie von der Trophoblastschale durch ein »internal shield of fibrin« getrennt und liegen dann oberflächlich. Auffallend ist ihr Verhalten beim Ei Teacher-Bryce I und beim Ei SCH-v. Möllendorff. Beim Ei T.-B. I liegen sie ganz oberflächlich als ein regelloser Haufen von Zellen (sie als fetal zu bezeichnen ist zum mindesten mit einem großen Fragezeichen zu versehen). Es ist nun geradezu erstaunlich, mit welcher Kühnheit von Teacher, P. Meyer und O. Grosser der von mir als Embryonalknoten gedeutete Zellenkomplex als Operculum gedeutet wird, wofür allerdings keiner der Autoren auch nur versucht hat, eine Begründung zu geben, mit Ausnahme der theoretischen Kon-

struktionen, in die eine solche Auffassung einigermaßen passen würde. Nun bin ich allerdings in der Lage nachzuweisen, daß diese Deutung gänzlich haltlos ist; denn in dem Implantationskrater des Ei SCH, also lumenwärts vom »Embryonalknoten« liegen die gleichen Zellen darin, in völlig analoger Lage, wie sie Teacher am Ei T.-B. I als Operculum bezeichnet. Ich habe sie für Deziduazellen angesehen, die aus ihrem Gewebsverband gelöst worden sind, als das Ei an dieser Stelle hindurchpassierte. Ich kann auch heute keine andere Auffassung von diesem Material haben, das ganz offensichtlich die gleiche Wertigkeit wie das Teachersche »Operculum« hat, nur daß eben dieser Name ebenso wie die trophoblastische Abkunft und die ganze Teachersche Auffassung nach meiner Meinung völlig unberechtigt sind. Insofern ist also die Lage des Teacherschen Operculum beim Ei T.-B. I vollkommen in Übereinstimmung mit dem Befunde am Ei SCH. Es braucht nun nur darauf hingewiesen zu werden, daß nach dem Einsinken des »Embryonalknotens« beim Ei SCH sich die in seiner Umgebung befindenden Fibrinoidmassen zusammengeschlossen hätten, dadurch den internal shield of fibrin in der gleichen Lage zu dem »Operculum« gebildet hätten wie beim Ei T.-B. I. Also auch hierin völlige Übereinstimmung zwischen den beiden Eiern.

In derselben Lage befinden sich beide Bildungen auch bei solchen Eiern, wie sie wohl die Norm darstellen. Ich führe als Beispiel das Ei Strahl-Beneke an, bei dem ebenfalls die die Eintrittszone deutlich markierende dicke Fibrinoidschicht eiwärts von den eigenartig verquollenen Zellen liegt, die Teacher als Operculum bezeichnet. Für diese Eier halte ich besonders nach den Befunden am Ei SCH und am Ei T.-B. I die deziduale Abkunft der fraglichen Zellen für ganz klar erwiesen; sie als Trophoblastteile zu betrachten, liegt gar keine Veranlassung vor. Man kann vielleicht bei Eiern, bei denen die deziduale Umwandlung des Uterusbindegewebes weniger weit vorgeschritten ist, so daß die Verquellung nur in diesen Capsularisteilen auffällig hervortritt, in Zweifel geraten. Wo aber, wie beim Ei WO auch in den benachbarten Teilen der Dezidua ganz analoge Zellformen beobachtet werden können, die sicher matern sind, kann man sich viel leichter von der dezidualen Natur dieser Zellformen überzeugen. Bei dem gewöhnlichen Modus der Implantation also ist die von der Trophoblastschale getrennte Lage dieser Zellgruppe leicht erklärlich, weil sie eben niemals mit dem Ei in unmittelbarem Kontakt gewesen sind, außer ganz zu Anfang, als das Ei durch die ober-

flächlichsten Deziduaschichten hindurchwanderte und diese Zellen als Gewebstrümmer auf seinem Wege hinterließ. Nur der Mangel oder der geringe Grad der Trophoblastwirkung in der Richtung nach der Schleimhautoberfläche ist die Veranlassung, daß diese Zellen relativ lange erkennbar bleiben.

Von diesem von mir als normal betrachteten Verhalten weichen nun diejenigen Eier ganz erheblich ab, denen die Entstehung der Theorie vom Verschlußpfropf überhaupt zu verdanken ist. Es sind dies hauptsächlich die vier oben genannten Objekte.

Unter diesen vier Objekten hat das Ei WO-v. M. außer dem gleich näher zu besprechenden Pfropf die best entwickelte Capsularis und einen ausgesprochenen Petersschen Gewebspilz; dieser fehlt dem Ei Schlagenhaufer nicht ganz, ist aber sehr reduziert. Noch mehr trifft dies zu für die Objekte von P. Meyer und von Teacher-Bryce II, bei denen deshalb die Capsularis extrem dünn erscheint. In diesen Unterschieden sind natürlich nur verschiedene Grade der Abstoßung der primären Decidua capsularis zu sehen, die ihrerseits vielleicht mit einer verschieden tiefen Implantation in Zusammenhang zu bringen sind. Speziell am Ei Schlagenhaufer sieht man (Abb. 105 bei O. Grosser 1925), daß die Capsularis an der Eintrittspforte lumenwärts ganz unscharf begrenzt ist und sicherlich nicht die primäre Oberfläche besitzt. Da, wie ich gleich ausführen werde, unabhängig von diesem Unterschiede die Pfropfbildung bei den vier Objekten völlig gleich zu beurteilen ist, ergibt sich also, daß die Gewebspilzbildung und die Pfropfbildung unabhängig voneinander sind.

Eine Tatsache, die allen Beurteilern völlig entgangen zu sein scheint, die ich aber 1924 bereits hervorgehoben habe, ist allen vier Objekten gemeinsam: in der unmittelbaren Umgebung des Pfropfes sind sowohl primärer wie sekundärer Trophoblast ganz mangelhaft entwickelt. Grosser ist auf dies, mein Argument, nicht eingegangen; er schreibt, daß »für das Entstehen einer Lücke in einem so lebenskräftigen Gewebe wie Trophoblast, jede Analogie« fehle. Ich kann demgegenüber nur darauf hinweisen, daß für den ganzen Vorgang der menschlichen Implantation, daß ferner für wichtige Teile der menschlichen Primitiventwicklung (vor allem das vorzeitige Entstehen des primitiven Mesoderms) jede Analogie fehlt. Es kann sich demnach vorerst nur darum handeln, die Tatsachen sprechen zu lassen, die uns die menschlichen Objekte darbieten. Eine solche Tatsache ist es aber, daß bei allen Objekten, die die unmittelbare Verbindung des Pfropfes mit dem Chorionmesoderm aufweisen, der Trophoblast

in der Umgebung des Pfropfes auffallend schlecht entwickelt ist. Ich verstehe auch nicht wie PETERS dies, mein Argument, durch den Hinweis darauf entkräften will, daß lumenwärts stets der Trophoblast schlechter entwickelt sei. Ich muß diese Behauptung von PETERS ganz entschieden bestreiten. Sogar die mir bekannten Abbildungen seines eigenen Objektes, sowie die sonst in der Literatur beschriebenen zahlreichen Eier dieses Stadiums, auch die von mir selbst untersuchten Eier (OP, STRAHL-BENEKE) zeigen auch in der unmittelbaren Umgebung der Eintrittsstelle kräftig entwickelte Zotten, sowohl wie Zellsäulen und Implantationssynzytien. Daß in verschiedenen Fällen in der Höhe der Zotten und in ihrer Verteilung mäßige Unterschiede in den verschiedenen Regionen der Eioberfläche vorkommen, ist ja bekannt. Aber niemals kommt es bei sonst normal entwickelten Objekten dieses Alters zu einer so auffallenden Trophoblastschwäche wie in der Umgebung des Pfropfes bei allen Eiern, bei denen der Pfropf unmittelbar mit dem Chorionmesoblast in Berührung ist.

Ich habe deswegen aus diesem Verhalten im Verein mit den gleich zu besprechenden anderen Argumenten geschlossen, daß der Pfropf aus Deziduazellen bestehe, nicht aus Trophoblastzellen, wie damals die erste mir bekannte Deutung von SCHLAGENHAUFER behauptete.

Bei dem Ei SCHLAGENHAUFER kommt die Tatsache der geringen Entwicklung der Trophoblastschale erst zum Ausdruck, wenn man sich die sehr starke Füllung des intervillösen Raumes durch Blut wegdenkt; sie ist aber dann auch hier sehr deutlich ausgesprochen. Auf den ersten Blick erkennt man dies Verhalten an den von mir 1924 noch nicht berücksichtigten sehr interessanten Objekten von P. MEYER und TEACHER-BRYCE II. In Abb. 4 bei TEACHER (1925) habe ich den Eindruck, daß zu beiden Seiten der fraglichen Pfropfstelle der Trophoblast, der hier, da keine Zotten ausgebildet sind, aus einer einzigen Zellschicht besteht, scharf aufhört. Bei dem Ei P. MEYER, das in der Entwicklung beträchtlich älter ist als die drei anderen Eier, so daß auch allgemein die Zottenausbildung weiter fortgeschritten ist, sind die Zotten in der Nachbarschaft des Pfropfes außerordentlich klein.

Mein zweites Argument ist die Abgrenzung der Pfropfzellen gegen den Trophoblast der Eischale. Aus meinen Abbildungen geht hervor, daß auf beiden Seiten des Pfropfes der basale Trophoblastüberzug bogenförmig in den peripheren Trophoblastbelag umbiegt. Dies Verhalten zeigen alle Schnitte durch diese Region. Ich muß allerdings H. PETERS darin recht geben, daß man nicht ganz sicher sagen kann, ob die in meiner Abb. 2 (1924) von rechts her vordringenden Zellen nicht Trophoblastelemente sind, die sich von rechts

her unter den Pfropf vorschieben. Ich habe meine Präparate noch einmal daraufhin durchgesehen und will diese Möglichkeit nicht vollständig ausschließen. Ich kann dazu ergänzend mitteilen, daß diese Zellen in Präparaten, die mit Thionin gefärbt sind, in ihrem Zytoplasma eine ähnliche »Basophilie« besitzen, wie die anderen sicher trophoblastischen Elemente, während die übrigen Pfropfzellen in diesen Präparaten ein ganz helles Zytoplasma aufweisen, wie es alle typischen Deziduazellen charakterisiert. Ich möchte aber diesem färberischen Verhalten, wiewohl es gerade bei der Thioninfärbung außerordentlich charakteristisch ist, keine ausschlaggebende Bedeutung beimessen. Wenn tatsächlich die genannten Zellen trophoblastisch wären, so würde dies bedeuten, daß der Trophoblast versucht, die Verbindung des Pfropfes mit dem Chorionmesoderm zu lösen.

Wie steht es nun mit der Pfropfabgrenzung gegen den Trophoblast bei den anderen beschriebenen Objekten? Beim Ei SCHLAGENHAUFER meine ich, auf der rechten Seite der GROSSERschen Abbildung das gleiche Verhalten des Trophoblastes, wie es beim Ei WO besteht, zu erkennen, so daß also entgegen PETERS hierin kein Gegensatz zwischen beiden Objekten klafft. Eine eingehende Beschreibung dieser Verhältnisse ist leider nicht gegeben worden. Über die fragliche Stelle beim Ei P. MEYER schreibt der Autor: »Im Bereich der Narbe fehlen intervillöser Raum, Zotten, Blutgefäße und das Uterusepithel. Der epitheliale Verband der LANGHANSschen Schicht und der Synzytiotrophoblast ist im Zentrum der Narbe aufgelöst: an seiner Stelle liegen die erwähnten polygonalen und langgestreckten Zellen. Abb. 14 u. 15 zeigen, wie die Zellen der LANGHANSschen Schicht sich umwandeln in spindelige Zellen mit langgestreckten Kernen. Diese Zellen verlaufen von dem Zentrum der Narbe radiär nach oben und außen in die Decidua capsularis.« Abb. 14 des Autors zeigt unmittelbar links von dem Verweisungsstrich »synzytiale Schicht eine Zellanordnung, die dem Umbiegen des Trophoblastes beim Ei WO entsprechen könnte, ebenso Abb. 15, wo dieses Umbiegen möglicherweise bei dem von links zweiten Hinweisungsstrich »Trophoblastpfropf« zu erkennen ist. Gerade in dem letztgenannten Bilde scheint mir ein deutlicher Unterschied zwischen diesen mehr polygonalen (Trophoblast-)zellen und den eigentlichen mehr spindeligen Pfropfzellen vorhanden zu sein. Sehr große Schwierigkeiten bereitet es mir, an den Abbildungen die Verhältnisse beim Ei TEACHER-BRYCE II zu übersehen. Auf Abb. 4 (1925) scheint zum mindesten links eine deutliche Lücke zu klaffen zwischen dem sicheren Trophoblasten und

dem »Operculum«. Ich schließe mich jedenfalls der Beurteilung von Peters an, wenn er über die Befunde schreibt: »Es scheint mir nicht möglich, aus diesen Befunden, die sich in keiner Weise von den schon beschriebenen Eiern gleichen Alters unterscheiden, den Schluß zu ziehen, daß der Verschluß der Einbruchspforte aus Ektoderm gebildet wird.«

Das dritte Argument, das zur Deutung der Natur der Pfropfzellen herangezogen werden kann, ist ihr Verhalten zu den umliegenden Elementen der Decidua capsularis. Ich habe beim Ei WO darauf hingewiesen, daß hinsichtlich des morphologischen Verhaltens, hinsichtlich der Färbbarkeit, alle Übergänge von den Pfropfzellen zu sicheren Deziduazellen vorhanden sind, ja, daß sich irgendwelche prinzipiellen Unterschiede zwischen beiden Zellformen überhaupt nicht auffinden lassen. Dazu ist allerdings zu bemerken, daß die deziduale Umwandlung beim Ei WO an sich deutlich genug ist, um Vergleiche zwischen den Pfropfzellen und typischen Deziduazellen zu ermöglichen. Es ist geradezu auffällig, daß sich keiner der Autoren der anderen beschriebenen Fälle klar darüber ausspricht, ob er Beziehungen der Pfropfzellen zu den Uterusbindegewebszellen untersucht hat, bzw. wie weit eigentlich die angeblich trophoblastischen Pfropfzellen in das Uterusgewebe vorgedrungen sein sollen. Betrachtet man nämlich die Abbildungen, so werden z. B. bei P. Meyer als »spindelige gewucherte Trophoblastzellen« Formen bezeichnet, die man auf den ersten Blick als Uterusbindegewebszellen bezeichnen würde, die im Beginne der dezidualen Umwandlung stehen. Auch aus den Abbildungen Teachers vermag ich beim besten Willen nicht zu erkennen, wo hier eigentlich die gewucherten Trophoblastzellen aufhören sollen. Wenn man auch zugeben muß, daß die starke Kernaufquellung in der eigentlichen Pfropfzone ein ungewöhnliches Bild darstellt, so ist dies aber noch lange kein Grund, es als undiskutabel hinzustellen, daß diese Zellen dezidualer Abkunft sein können. Tatsächlich wird von den genannten Autoren, denen sich Grosser anschließt, stillschweigend, ohne morphologische oder biologische Begründung behauptet, daß es sich um Trophoblastzellen handeln müsse, die Möglichkeit der dezidualen Abkunft ist bei Schlagenhaufer gar nicht diskutiert, ebensowenig bei Teacher und Meyer, bei Grosser abgelehnt ohne Begründung.

Angesichts dieser Sachlage muß ich trotz Teacher, P. Meyer und Grosser an meiner Deutung, daß wir in der Pfropfbildung eine Deziduabildung vor uns sehen, festhalten. Es handelt sich nach

meiner Auffassung um eine gewisse Anzahl von Deziduazellen, die der ersten Zeit der Implantation entstammend, der Trophoblastwirkung entgangen sind und so nicht der Nekrose verfallen, die den ihnen entsprechenden übrigen Deziduaelementen in der unmittelbaren Eiumgebung im Verlaufe der Eifestsetzung beschieden ist. Die Befunde beim Ei SCH und beim Ei Teacher-Bryce I zeigen, daß es sich um Deziduateile handelt, die zuerst den Implantationskrater ausfüllen und dann, wenn das Ei abgerundet in der Schleimhaut sitzt, durch Zusammenschluß der Fibrinoidlage durch diese lumenwärts abgedrängt und so aus der unmittelbaren Nähe des Trophoblastes entfernt werden. Das mag der Grund sein, weshalb sie auch noch bei älteren Objekten gelegentlich (vielleicht immer?) nachweisbar bleiben. Irgendeine Bedeutung für den Verschluß der Implantationslücke scheinen sie nicht zu besitzen.

Wie kommt es nun, daß dieselben Zellen in einem Teil der Fälle, von denen wir vier gut untersuchte und beschriebene oben diskutiert haben, eiwärts von der Nekrosenschicht (internal shield of fibrin) liegen und dadurch unmittelbar mit dem Chorionmesoderm in Beziehung stehen? Von der Beantwortung dieser Frage hängt das Verständnis der ganzen Bildung ab, und gerade in der Erkennung, daß wir es bei diesen Objekten mit einer Modifikation des Schicksals der Implantationsöffnung zu tun haben, liegt eine sehr wichtige Förderung unserer Vorstellung von den morphologischen Umformungen, die während der Implantation am menschlichen Keim statthaben. Gerade das Ungewöhnliche, das hierbei zu Tage tritt, mag es aber gewesen sein, was die genannten Autoren lieber zu einer hypothetischen Konstruktion hat greifen lassen, als die vorhandenen Tatsachen sorgfältig auszuwerten. Es gibt nämlich nur eine Möglichkeit, die Verbindung von dezidualen Elementen mit dem Chorionmesoderm zu verstehen: das ist die Vorstellung, daß im Zustande der Implantation die menschliche Keimblase nicht allseitig von Trophoblast umgeben ist, sondern einen trophoblastfreien Bezirk aufweist, an der der Embryonalknoten liegt. Einen solchen Zustand demonstriert klar das Ei SCH, das folgerichtigerweise von Teacher, Grosser und P. Meyer umgedeutet worden ist, um die Theorie des »Operculums« zu stützen.

Ich habe früher schon und oben S. 691 darauf hingewiesen, daß die Deutung des von mir als Embryonalknoten bezeichneten Zellenkomplexes als »Operculum« in den Befunden an dem Präparat auch nicht die geringste Stütze findet, daß vielmehr die dem Operculum

Teachers entsprechenden (Dezidua-)Zellen sich ebenso im Implantationskrater vorfinden wie bei Teacher-Bryce I. Ich will hier nicht die ganze Begründung wiedergeben, die ich nach sorgfältigster Abwägung aller Momente meiner Deutung des Embryonalknotens beim Ei SCH bei verschiedenen Gelegenheiten beigegeben habe. Ich will nur demonstrieren, daß nach den Befunden an den überhaupt in Betracht kommenden Fällen es sich sehr wohl beweisen läßt, daß der Embryoblast des menschlichen Eies beim Beginne der Implantation zuerst lumenwärts liegt und erst sekundär basalwärts verlagert wird. Entgegen meiner früheren Vermutung, daß sich das ganze Ei nach der Implantation drehe, habe ich (1925) darzulegen versucht, daß vielmehr nach der Loslösung vom Trophoblast und der Umschließung des Embryoblasten durch primitives Mesoderm die basale Verlagerung durch die Aufquellung der Chorionhöhle besorgt wird. Seit meiner Darlegung bin ich nun auf einige von mir bisher nicht berücksichtigte Tatsachen aufmerksam geworden, die geeignet sind, meine Hypothese ganz erheblich zu stützen.

Ich habe die Hypothese von dem Modus der Basalwärtsverlagerung des Embryoblasten auf mehrere Tatsachen gegründet: 1. liegen die beiden Bläschen beim Ei Teacher-Bryce I nicht basal, sondern eher noch näher an der Eintrittspforte; 2. zeigt das Ei Strahl-Beneke, das sich durch die eigentümlich lang ausgezogene Form des Dottersackes auszeichnet, daß die dünne Dottersackspitze durch einen Mesodermstrang an die Stelle der Eintrittspforte verankert ist. Hierher gehört auch die Tatsache, daß sehr viele Objekte, worauf auch Teacher hinweist, mit dem unteren Dottersackpol nach der Eintrittspforte zeigen; 3. ist es sehr merkwürdig, daß die sog. Amniongänge, die vielfach für einen direkten Zusammenhang des Embryoblasten mit dem Trophoblasten angesehen wurden, bei allen jüngeren Objekten nicht so deutlich ausgebildet sind oder vollständig fehlen, während sie gerade bei vorgeschrittener Entwicklung besonders gut ausgebildet sind. Es wurde darauf hingewiesen, daß es sich bei den Amniongängen um Bildungen handelt, die in das widerstandsfähige Haftstielgewebe hineingetrieben worden und dann degenerieren, um auf diese umständliche Weise eine Erweiterung der Amnionhöhle nach dieser Richtung zu ermöglichen. Aus der Verbindung der Amnionhöhle mit einer Stelle des Trophoblasten kann mithin nicht geschlossen werden, daß der Embryoblast sich an dieser Stelle von der Trophoblastschale losgelöst habe; denn die Verbindung, die sich nur bei wenigen Eiern findet, ist ganz sicher sekundärer Natur.

Zu diesen Argumenten kann ich nun heute zwei weitere hinzufügen. In seiner neuesten Veröffentlichung teilt BRYCE (1925) ein pathologisch verändertes Ei mit, das eine in der Entwicklung stark zurückgebliebene Embryonalanlage besitzt, die nun sehr interessante Verhältnisse darbietet. An einem Stiel, der mit dem Trophoblast in Verbindung steht, hängt ein Zellhäufchen, in dem sich gerade eine Höhle durch Zellzerfall zu bilden anfängt; in geringer Entfernung davon liegt ein zweites dünnwandiges Bläschen. Ich halte die Darlegung von BRYCE, daß es sich hier um eine sehr junge Ausbildungsstufe des Embryoblasten handelt und daß vor allem die Verbindung mit dem Trophoblast in diesem Falle als primär anzusehen ist, für überzeugend. Es hat mich nun ganz besonders überrascht, daß das Gebilde, wie sich aus der Abbildung von BRYCE ergibt, ganz nahe vom Uteruslumen liegt. BRYCE macht darüber keine Angaben und es wäre wünschenswert, daß die Lage des Embryoblasten durch eine genaue Rekonstruktion exakt bestimmt würde. Soviel ich aus den Angaben schließen kann, liegt der Embryoblast lumenwärts. Leider ist, wohl infolge der pathologischen Veränderung der Chorionwand die Eintrittsstelle anscheinend nicht bestimmbar. Nimmt man mit BRYCE die Deutung des Embryoblasten an, so haben wir hier also ein Stadium, in dem von einer basalen Lage des Embryonalgebildes nicht gesprochen werden kann. Wenn auch aus dem Schnittbilde die Lage nicht genau bestimmt werden kann, so muß doch zum mindesten festgestellt werden, daß das Embryonalmaterial dem Lumen des Uterus näher liegt als den basalen Teilen der Keimblase.

Der zweite sehr wichtige Befund ist das Ei P. MEYER, das ein sehr interessantes Analogon zu dem von mir erörterten Verhalten am Ei STRAHL-BENEKE wiedergibt. Hier liegt unter der Eintrittspforte ein ausgedehntes Epithelbläschen, das sich einmal durch seinen Wandbau als dem Dottersack zugehörig erweist, dann aber auch erreicht wird, durch einen Strang, der vom Dottersack ausgeht und auch eine epitheliale Fortsetzung des Dottersackes enthält. Ähnlich wie beim Ei STRAHL-BENEKE besteht auch hier ein, wenn auch nicht so starkes Mißverhältnis zwischen der Größe der Chorionhöhle und der Embryonalanlage: letztere ist für die Masse der Chorionhöhle zu groß im Verhältnis zu anderen Objekten. Daß beim Ei P. MEYER die Ausdehnung der Chorionhöhle nicht in dem Maße behindert worden ist, wie beim Ei STRAHL-BENEKE ist wohl darauf zurückzuführen, daß sich hier die Ablösung des Dottersackes von dem ihn an die Eintrittszone fixierenden Strange noch geglückt ist, wenn auch im

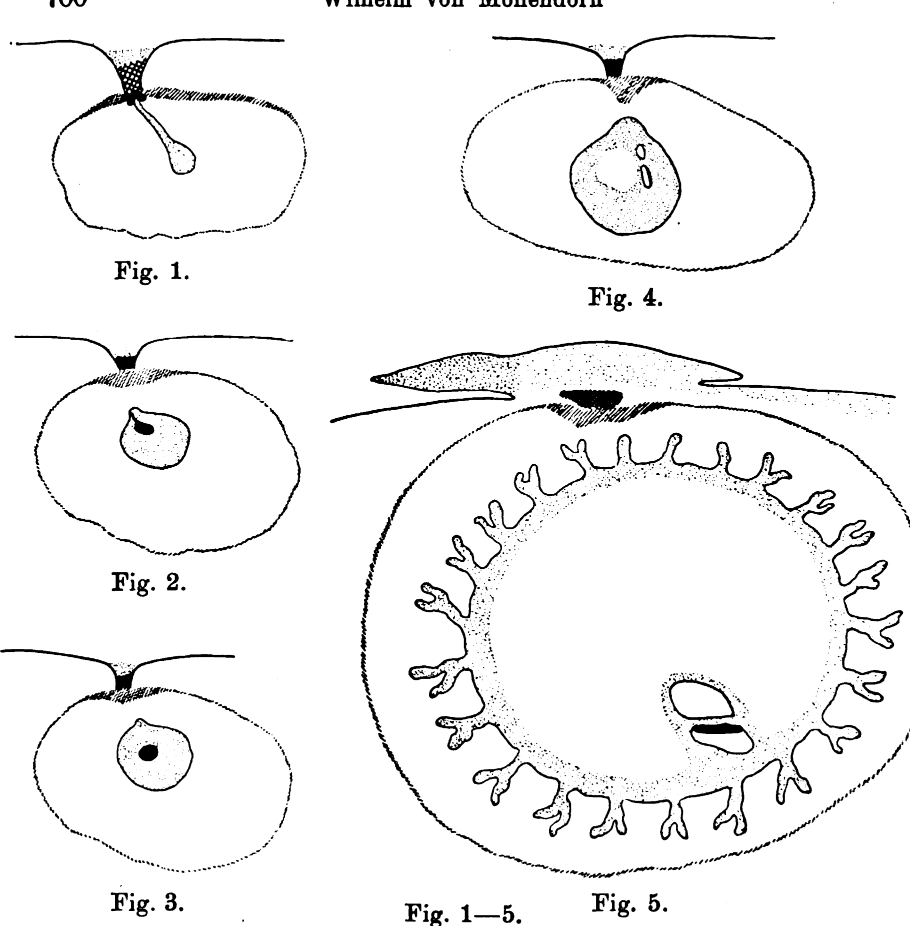


Fig. 1—5.

Schemata zur Erläuteruug der Schicksale des Implantationsloches und seiner Beziehung zur Decidua capsularis. Vergr. durchgehend 25 fach.

Allgemeindurchgeführte Bezeichnungen: :::::: = Zelltrümmer, ⊗⊗ = aus dem Gewebsverband gesprengte Deciduazellen (= TEACHERS »Operculum«), ///// = Fibrinoidschicht, weiß = Trophoblastmantel, in der Keimblase: punktiert = Chorionmesoblast, schwarz ausgefüllt = Embryonalknotenmaterial.

Fig 1—5 verdeutlichen die gewöhnlich anzunehmende Entwicklungsfolge.

Fig. 1 entspricht dem Befund des Ei SCH-V. MÖLLENDORFF, der aus einer Rekonstruktion gewonnen ist.

Fig. 2 ist ein hypothetisches Zwischenstadium; der Embryonalknoten ist nach den Befunden am Ei BRYCE (1925) konstruiert. Er hängt noch mit der Trophoblastschale zusammen durch einen dünnen Stiel. Der Trophoblast hat sich über dem in die Mesoblastfüllung eingesunkenen Embryonalknoten geschlossen.

Fig. 3 ist ebenfalls ein hypothetisches Zwischenstadium; es soll das erste Aufquellen der primitiven Chorionmesoblasten zeigen und den Beginn der basalen Verschiebung des Embryonalknotens.

Fig. 4 ist das Ei TEACHER-BRYCE Nr. I; das Embryonalknotenmaterial hat sich in zwei Bläschen umgewandelt, die — wohl künstlich — getrennt sind, aber eher noch der Eintrittspforte näher liegen als der Basis. Die Zunahme der Aufquellung des Chorionmagmaraumes ist deutlich zu erkennen.

Fig. 5 ist der Typus in der Anordnung des Embryonalknotens im Stadium des Ei PETERS, OP-V. MÖLLENDORFF und ähnlicher Objekte. Die Aufquellung des Magmaraumes hat mächtig zugenommen. Die Capsularisbildung ist nach der Rekonstruktion am Ei WO dargestellt.

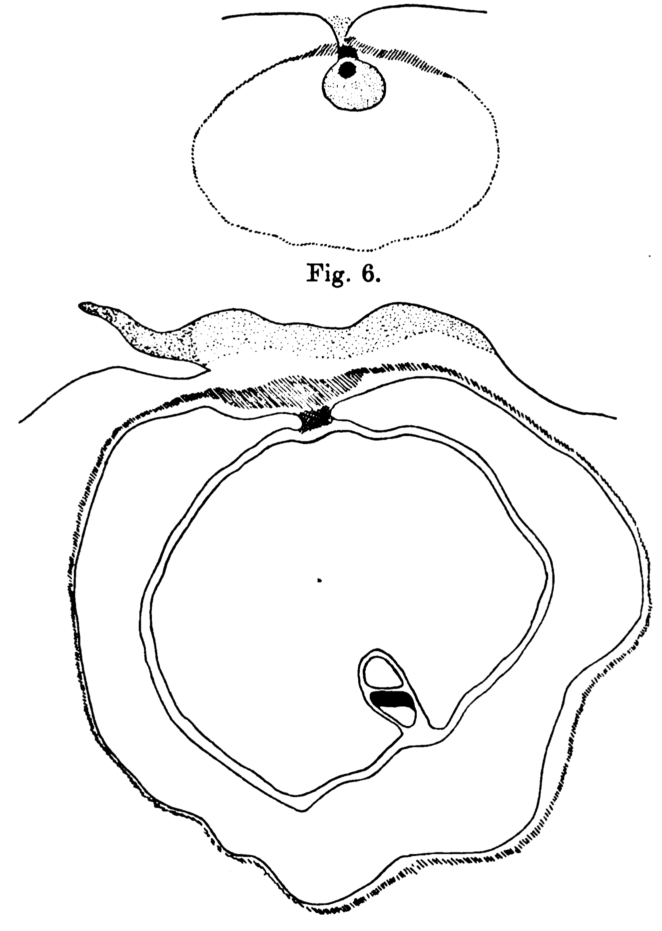


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 6 und 7.

Schemata zur Erläuterung der Schicksale des Implantationsloches und seiner Beziehung zur Decidua capsularis. Vergr. durchgehend 25fach.

Allgemeindurchgeführte Bezeichnungen: :::::: = Zelltrümmer, ⊠⊠ = aus dem Gewebsverband gesprengte Deciduazellen (= TEACHERS »Operculum«), ///// = Fibrinoïdschicht, weiß = Trophoblastmantel, in der Keimblase: punktiert = Chorionmesoblast, schwarz ausgefüllt = Embryonalknotenmaterial.

Fig. 6 und 7 zeigen den zweiten, selteneren Typus der Entwicklung.

Fig. 6 ist ein hypothetisches Stadium, das mit dem Stadium Fig. 3 verglichen werden soll. Eine starke exzentrische Entfaltung des Trophoblastes hat es verhindert, daß beim Einsinken des Embryonalknotens der Trophoblastmantel sich rechtzeitig über dem Magmaraum schloß. Hierdurch kommt das Deciduagewebe mit dem fötalen primitiven Mesoblast in Berührung. Die Fibrinoïdschicht schließt über der Verwachsungsstelle zusammen. Maternes und fötales Mesoderm verwachsen miteinander, was nur durch die primäre Schwäche des der Capsularis zugewandten Mesoblastes möglich ist. Dies Stadium ist als Zwischenzustand zwischen dem Ei SCH und dem Ei WO einzuschalten.

Fig. 7 gibt das rekonstruierte Bild vom Ei WO, wobei die geringe Dicke des Trophoblastmantels in der Umgebung des decidualen Pfropfes besonders auffällig ist.

Verhältnis zur normalen Entwicklung, recht spät. Deshalb prägt sich die abnorme Verbindung beim Ei P. Meyer auch nicht in einer so abnormen Gestalt der Embryonalanlage aus wie beim Ei Strahl-Beneke. Bisher hat man die Mesodermstränge, die von der Dottersackspitze ausgehend schon bei einer Reihe von Eiern teils Dottersackepithel enthaltend, teils ohne solches gefunden wurden (Grosser 1913, Fetzer 1910, Selenka, Keibel 1890, Strahl-Beneke 1910) nicht befriedigend deuten können. Ob Grosser heute noch darin Andeutungen einer »omphaloiden« Plazentation erblicken würde, ist mir nicht bekannt. P. Meyer meint, daß diese Deutung die meiste Wahrscheinlichkeit für sich habe. Meiner Meinung nach, die ich schon (1925) begründet habe, liegt das Charakteristische in der Ausbildung darin, daß, wenn eine Verbindung eines Dottersackstranges mit dem Chorionmesoderm besteht, diese Verbindung an der Eintrittspforte liegt. Diese Ansicht ist durch den Befund am Ei P. Meyer schlagend bewiesen. Wenn man im Zusammenhang mit den anderen oben angeführten Argumenten das Vorkommen einer solchen Verbindung damit erklärt, daß sich bei der Aufquellung der Chorionhöhle ein Mesoblaststrang an der Eintrittspforte erhalten hat und hier sich nicht rechtzeitig lösen konnte, so erklären sich die Befunde an den beiden angeführten Objekten ganz zwanglos und sind gleichzeitig ein deutlicher Beweis für die sekundäre Basalwärtsverlagerung des Embryoblasten. Es ist ganz klar, daß es noch weiteren Materials bedarf, um die Einzelheiten des von mir angenommenen Mechanismus zu erkennen, aber daß gerade an der Eintrittspforte inserierende Mesodermstränge für die Form des Dottersackes so bedeutsam werden und gleichzeitig die normale Ausdehnung der Chorionhöhle hindern, ist nicht mit einer sekundären Ausdehnung des Dottersackes zu erklären, sondern wohl nur dadurch, daß man einen primären Zusammenhang des Embryoblasten mit diesem Teile der Eiwand annimmt.

Ich habe nun endlich den weiteren Schluß gezogen — und das ist ja naheliegend, daß die Fälle, in denen Deziduazellen in unmittelbaren Kontakt mit dem Chorionmesoderm gelangen, eben dadurch erklärt werden können, daß bei der notorisch kümmerlichen Entfaltung des Trophoblasts in der Richtung nach dem Uteruslumen, die den fraglichen Eiern eigentümlich ist, beim Einsinken des Embryonalknotens in den Chorionmesodermraum, die den Implantationskrater anfüllenden Deziduareste, die ja beim Ei SCH unmittelbar an den Embryonalknoten angrenzen, mit dem Chorionmesoblast in Berührung gekommen sind, ehe sich der Trophoblast über dem Chorionmesoderm

schließen konnte. Daß sich dann eine feste Verbindung zwischen mütterlichem und fetalem Mesoderm ausbildete, die auch, wie wir aus einer Beobachtung SCHLAGENHAUFERS wissen, durch eine besondere Widerstandskraft ausgezeichnet ist, ist wohl nicht so erstaunlich. Wir sehen ja auch, daß unter dem Pfropf eine besonders faserreiche Stelle des Chorionmesoderms ausgebildet ist (dies ist auch am Ei P. MEYER und bei TEACHER-BRYCE II zu sehen). Besser als alle Worte demonstrieren meine Ansicht beigefügte Schemata und deren Texte.

Zusammenfassend hebe ich zum Schlusse noch hervor, daß meine Ableitung sich bemüht, das vorhandene Material nach Möglichkeit auszunützen. Ich muß es ablehnen, zu Gunsten von theoretischen Konstruktionen beliebig zu schematisieren. Die Variabilität in der Verschlußweite der Eintrittspforte ist nicht unbegrenzt, sondern zeigt zwei ganz bestimmte Typen, deren Anordnung durch die Lage einiger Deziduazellen (Verschlußpropf, Operculum) zum Chorionmesoderm, Trophoblast einerseits, zu der Fibrinoïdzone andererseits charakterisiert werden kann. Dies Vorkommen von zwei Typen muß auf ganz bestimmte Vorgänge während der Implantation zurückgeführt werden. Diese lassen sich am Ei SCH ableiten; die ganz willkürliche Annahme von GROSSER, daß bei diesem Präparat der Embryonalknoten im Innern des Chorionmesoderms gelegen habe und ohne Hinterlassung irgendwelcher Spuren geschwunden sei, findet im ganzen Verhalten des Objektes gar keine Grundlage. Die Annahme ist auch rein aus theoretischen Spekulationen heraus entstanden. Diesen steht der positive Befund gegenüber; daß der von mir als Embryonalknoten bezeichnete Komplex dem »trophoblastischen« Operculum entsprechen soll, zeigt nur, auf welche Bahnen theoretische Umdeutungen führen können. Wo bleiben überhaupt morphologische und biologische Kriterien, wenn man so rigoros und schematisch vorgehen will? Meiner eingehenden Beschreibung von 1922 habe ich nichts Neues hinzuzufügen. Gerade die grundsätzliche morphologische und biologische Verschiedenheit dieses Zellkomplexes gegenüber dem Trophoblast ist damals von mir hervorgehoben worden. Aber auch mit dezidualen Elementen ist eine Identifizierung des von mir als Embryonalknoten bezeichneten Komplexes nicht möglich, zumal in der Lage des später anzutreffenden »Pfropfes«, d. h. im Implantationskrater, genügend Deziduazellen vorliegen, die dann später auch noch an der Eintrittspforte liegen mögen. Ich hebe diese Tatsachen noch einmal ausdrücklich hervor, um zu zeigen, daß aus dem Objekt selbst gar keine

stichhaltigen Gründe beigebracht werden können, die den Embryonalknoten nach meiner Deutung für etwas anderes erklären könnten.

Auf der anderen Seite läßt sich ein biologischer Vorgang, wie er nach TEACHER, von P. MEYER und O. GROSSER angenommen wird, überhaupt nicht vorstellen, ohne wieder eine ganze Reihe von Hilfsannahmen herbeizuziehen. Diese Autoren stellen sich den Verschluß etwa so vor, wie man eine Flasche mit einem Korken zuschließt. Versucht man diesen Vorgang aus dem Bereiche des Schemas in das Milieu der lebenden Masse zu verpflanzen, so fragt man sich vergeblich, mit welchen Vorgängen man diese Verschlußweise begreiflich machen soll. Mit der TEACHERschen Operculumtheorie, deren tatsächlichen Grundlagen zu widerlegen ich mich bemüht habe, sind geheimnisvolle Kräfte metaphysischer Art in den Vorgang hineingebracht worden, die »ganz ohne Analogie« sind. Wie soll man es sich vorstellen, daß derselbe Trophoblast, der nach allgemeiner Annahme, das Uterusgewebe zur Auflösung bringt, nun auf einmal als »Pfropf« in friedlicher Harmonie mit dem Uterusepithel (das zudem gar keines ist, s. v. MÖLLENDORFF 1925) darüber wacht, daß das Ei nicht wieder herausfällt. Um die beiden morphologisch so verschiedenen Typen in der Verschlußweise zu erklären, versagt die TEACHER-GROSSERsche Theorie vollständig, die zudem das auffallendste Merkmal, die Zottenarmut nach der Capsularisseite bei dem selteneren Typus, vollständig unberücksichtigt läßt.

Durch Schematisierungen, wie sie von GROSSER in diesem Falle vorgenommen werden, wird der Fortschritt in der Erkenntnis meines Erachtens nicht gefördert. Man könnte mir entgegenhalten, daß auch der von mir angenommene Modus auf Konstruktionen beruht. Das ist in mancher Hinsicht richtig. Wir können in diesen Fragen zu einer theoretischen Vorstellung nur kommen, indem wir fehlendes Material durch Hypothesen ersetzen. Ich habe mich aber bemüht, die vorhandenen Tatsachen unangetastet zu lassen und mich darauf beschränkt, die fehlenden Zwischenstufen einzufügen. Fangen wir aber erst an, die vorhandenen Tatsachen zu mißachten, so ist einer schrankenlosen Spekulation ein weites Feld geöffnet. Wie früher schon, so betone ich hier nochmals: will man darauf verzichten, den Implantationsmodus beim Menschen heute schon theoretisch zu erfassen, weil die einzigen Objekte, die uns Fingerzeige zu einem Verständnis desselben geben, das Ei SCH und BRYCE-TEACHER I, Abortiveier sind, so bin ich gern bereit, diese Denkungsweise für verständlich zu erklären. Wenn man aber diese beiden Eier überhaupt auswerten

will, so ist es sicher nicht richtig, wenn man nur die Befunde verwertet, die einer bestimmten theoretischen Voraussetzung willkommen sind. Alles oder Nichts, ist hier die einzig berechtigte Richtschnur des Handelns.

Schriftenverzeichnis.

BENNINGHOFF, A., Sitzungsber. d. Ges. zu Förd. d. ges. Naturwissensch. Marburg 1922, 45.
BRYCE, Th. H., Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 76, S. 353, 1925.
—— Transac. Roy. Soc. Edinburgh 3, 1924.
FETZER, Anat. Anz. Bd. 37, S. 116 Ergänzungsheft, 1910.
GROSSER, O., Anat. Hefte, Bd. 47, 1913.
—— Erg. d. Anat. u. Entw. Bd. 25, 1924.
—— Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 76, S. 304, 1925.
—— Handbuch der Biologie und Pathologie des Weibes, 1925.
KEIBEL F. und ELZE, C., Normentafel zur Entwicklung des Menschen. 1908.
MEYER, P., Arch. f. Gyn. Bd. 122, 1924.
v. MÖLLENDORFF, W., Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 62, 1921.
—— Ebenda Bd. 74, S. 231, 1924.
—— Ebenda Bd. 76, S. 16, 1925.
—— Münchner med. Wochenschr. 1926.
—— Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 3, 1926.
PETERS, H., Über die Entwicklung des menschlichen Eies, 1899.
—— Arch. f. Gyn. Bd. 124, S. 625, 1925.
SELENKA, E., Menschenaffen 3. Lief., 1900.
STRAHL H. und BENEKE, R., Ein junger menschlicher Embryo, Wiesbaden 1910
SCHLAGENHAUFER und VEROCAY, Arch. f. Gyn. Bd. 105, 1916.
TEACHER, J. H., Journ. obst. and. Gyn. of the Brit. Emp. Bd. 31. 1924.
—— Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 76. 1925.

*(Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin.
Vorstand: Geh. Med.-Rat Prof. Dr. R. Fick.)*

Die Lage des Schwerpunktes des menschlichen Kopfes und Schädels.

Von

Dr. Emil Thorsch.

Mit 9 Textfiguren.

(Eingegangen am 23. Dezember 1925.)

Froriep (1) unterscheidet einen frontipetalen und einen occipitopetalen Schädeltypus, je nachdem ob der vor oder der hinter dem äußeren Gehörgang gelegene Schädelabschnitt überwiegt. Shindo (3.) hat 37 Schädel verschiedener Rassen auf die Zugehörigkeit zu einem dieser Schädeltypen untersucht und gefunden, daß die von ihm untersuchten Europäerschädel dem occipitopetalen, die Schädel der farbigen Rassen dagegen dem frontipetalen Typus angehören. Schon durch diese Arbeit ist die Fruchtbarkeit der Frorierschen Begriffe bewiesen, die durch neuere Arbeiten bestätigt wird. So reiht sie Schewkunenko (2.) unter jene Merkmale ein, nach denen er die Ausbildungshöhe des menschlichen Körpers beurteilt und räumt dem occipitopetalen Typus als dem »vollkommenen Typus« den Vorrang vor dem »unvollkommenen frontipetalen Typus« ein. Sicher dienen diese Begriffe besser dazu, die Zugehörigkeit eines Schädels zu einer Gruppe zu begründen, als viele von den zahlreichen Indices der Anthropologen. Besonders zweckmäßig scheint mir die Ergängung der Frorierschen Begriffe durch die neuen Melnikoffschen der Parieto- und Basipetalität (4, 4a).

Als Trennungslinie der beiden Schädelabschnitte, die in ihrem gegenseitigen Verhältnis den Schädel als zu einer der beiden Froriepschen Gruppen gehörig bestimmt, ist allseitig die Linea biauricularis angenommen worden. Nun ist unter den am Schädel sichtbaren Gebilden der äußere Gehörgang sicherlich nicht nur die beste, sondern

auch wohl die einzige brauchbare Marke zur Trennung des Schädels in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt. Trotzdem schien mir die Wahl dieser Grenzlinie in einer Beziehung nicht befriedigend, weil ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Ohr und Schädelwachstum mir nicht erkennbar scheint. Dagegen ist der Einfluß der Schwerkraft auf das Wachstum organischer Gebilde unbestreitbar und muß daher auch neben anderen Kräften die Gestalt des Kopfes, Gehirns und Schädels bestimmen. Deshalb erschien es mir richtig, die Lage des Schwerpunktes des Kopfes im Schädel dieser Einteilung — wenigstens versuchsweise — zugrunde zu legen; und zwar ist es offenbar am richtigsten die Lage des Schwerpunktes auf die auch beim Lebenden leicht feststellbare Frankfurter Augenohrebene zu beziehen. Das heißt: jener Punkt dieser Ebene soll als Grenze zwischen vorderem und hinterem Kopfabschnitt betrachtet werden, den wir erhalten, wenn wir von dem Schwerpunkt des Kopfes eine Senkrechte auf die Frankfurter Horizontale fällen.

Die Lage des Schwerpunktes des menschlichen Kopfes wurde bereits 1889 von W. Braune und O. Fischer (5) an drei gefrorenen Leichenköpfen festgestellt. Diese beiden Forscher gingen bei ihrer Untersuchung so vor, daß sie möglichst dünne aber harte und biegungsfeste spitze Eisenstäbe durch die zu untersuchenden Körperteile — in dem uns hier interessierenden Falle also durch den Kopf — stießen. Der weit entfernt von dem mutmaßlichen Schwerpunkt durchgetriebene Stab bildete so die Achse um die der Kopf sich pendelnd drehte, bis sich nach einiger Zeit der Schwerpunkt senkrecht unter die Achse eingestellt hatte. Auf diese Weise wurde der Kopf dreimal nacheinander an drei verschiedenen Achsen aufgehängt und drei rechtwinklig aufeinanderstehende Ebenen, in denen der Schwerpunkt liegt, bestimmt. Mit Hilfe von zwei an der Achse angebrachten Senkelfäden wurde die jedesmalige Ebene, in der der Schwerpunkt lag, bestimmt und die Linie, in der sie sich mit der Körperoberfläche schnitt, auf diese aufgetragen. Zuerst wurde die Transversalebene in ihrem vollen Verlaufe auf der Kopfoberfläche eingeritzt, dann die zweite Achse in sagittaler Richtung durchgeschlagen und nun die zweite Ebene in gleicher Weise auf die Körperoberfläche projiziert, wobei es genügte, wenn man die Schnittpunkte dieser Ebenenspur mit der ersten Ebenenspur anzeichnete. Sodann wurde auf gleiche Weise die dritte Ebene, bei der die Achse frontal verlief, festgestellt und ihr Schnittpunkt mit der Transversalebene markiert. Der Kopf wurde darauf in der Transversalebene durchgeschnitten und auf der

Schnittfläche die auf der Körperoberfläche gewonnenen Schnittpunkte mittels dünner Fäden verbunden. Die Fäden mußten sich dann im Schwerpunkt kreuzen. Er lag in allen drei Fällen genau in der Medianebene, etwas hinter dem Türkensattel in der Tarinischen Grube (fossa interpeduncularis).

Der Weg, den Braune und O. Fischer einschlugen, um den Schwerpunkt des Kopfes zu bestimmen, ist sicher unübertrefflich einwandfrei; aber er ist für die Untersuchung nur einigermaßen größerer Reihen von Köpfen und Schädeln nicht empfehlenswert; weniger wegen seiner technischen Schwierigkeit, als vor allem deshalb, weil er eine rücksichtslose Zerstörung des Materials verlangt. Ferner ist es nur ausnahmsweise möglich Köpfe zur Untersuchung zu bekommen, während Schädel zu diesem Zwecke leicht in großen Mengen zur Verfügung stehen, darunter auch solche ausländischer Rassen, von denen Leichenköpfe zu erhalten auf äußerste Schwierigkeit zu stoßen pflegt.

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung, die ich auf Anregung meines hochverehrten Lehrers Geheimrat Fick und des leider inzwischen verstorbenen Professors Hauschild unternommen habe, soll nun zunächst die Beantwortung der Frage sein, ob zwischen dem Schwerpunkt des Kopfes und dem Schwerpunkt des Schädels ein bestimmtes, bei allen oder wenigstens bei den meisten Köpfen vorhandenes Verhältnis obwalte, oder ob es ein solches nicht gäbe. Konnte man ein solches Lageverhältnis auffinden, so wäre man damit auch imstande aus dem durch den Versuch festgestellten Schwerpunkt des Schädels den Schwerpunkt des Kopfes rechnerisch oder durch geometrische Konstruktion zu finden. Damit wäre dann die Möglichkeit der Untersuchung größerer Reihen gegeben. Dazu mußte eine Methode geschaffen werden, die das zu untersuchende Material schont; denn es sollte jeder Kopf erst als solcher, d. h. mit seinen Weichteilen, auf seinen Schwerpunkt untersucht werden und dann mazeriert ebenso als Schädel zur Untersuchung gelangen. Eine Zersägung des Kopfes verbot sich also von selbst. Freilich mußte dann in Kauf genommen werden, daß die von mir eingeschlagene Methode sich hinsichtlich ihrer Genauigkeit mit der der beiden Leipziger Meister der Untersuchung der mechanischen Verhältnisse des menschlichen Körpers sich nicht vergleichen kann. Den leitenden Gedanken meines Arbeitsweges verdanke ich Herrn Professor Hauschild, der auch meine Arbeiten an den ersten drei Köpfen überwachte. Geheimrat Fick stellte mir zehn Leichenköpfe zur Verfügung.

Sie gehörten durchwegs Personen höheren Lebensalters an. Acht davon waren männlichen, zwei weiblichen Geschlechtes. Die Abtrennung des Kopfes vom Rumpf geschah in der Weise, daß der Hals unmittelbar unterhalb des Zungenbeins, und die Nackenmuskulatur in der Höhe des Atlas durchgeschnitten und die Hinterhauptskondylen aus ihrer Verbindung mit dem Atlas gelöst wurden.

Es galt nun die Beziehungen der Lage des Schwerpunktes des Kopfes zur Frankfurter Horizontale in ihrer Projektion auf eine Sagittalebene festzustellen. Es waren daher nur zwei rechtwinkelige Koordinaten zu bestimmen. Nämlich: 1. die senkrechte Entfernung des Schwerpunktes über oder unter der Frankfurter Horizontale und 2. die Lage des Schnittpunktes dieser Senkrechten mit der »Horizontalen« bezüglich der Richtung nach vorn oder hinten. Wie der Schwerpunkt sich zur Stirnebene verhielt, ob er in der Medianebene, rechts oder links von dieser liegt, kommt für die Beziehung zur Frankfurter Horizontale natürlich nicht in Betracht und wurde bei den Köpfen nicht untersucht. Daher wurde die Untersuchung folgendermaßen vorgenommen:

Jeder dieser zehn Köpfe wurde erst am Bregma aufgehängt und samt dem Faden oder Draht, an dem er aufgehängt war, abgebildet: dann geschah dasselbe nach Aufhängung am Lambda. Dann wurden auf beiden Zeichnungen, die auf Pauspapier gemacht worden sein mußten, die den Aufhängefaden darstellende Linie durch den ganzen Kopf hindurch verlängert. Dann wurden die beiden Pausen aufeinandergelegt und die Umrisse zur Deckung gebracht. Dort wo die Verlängerungen der beiden Aufhängelinien sich schneiden, liegt der Schwerpunkt.

Zum Aufhängen der Köpfe konnte Bindfaden nicht verwendet werden, da ein an einem solchen aufgehängter Gegenstand sich sehr lange dreht und kaum zur Ruhe kommt. Ich benützte daher möglichst dünnen Draht.

Zur Abbildung der aufgehängten Köpfe konnte die Photographie nicht zur Anwendung kommen, weil diese keine rechtwinklige Parallelprojektion liefert (Mollison 6). Anderseits konnte ich mich aber auch nicht einer der eine verzerrungsfreie Umrißzeichnung liefernden Vorrichtungen wie Dioptrograph oder Diagraph ohne Abänderung bedienen, da bei ihnen der abzubildende Gegenstand unterstützt werden muß, während ein unbedingt ungestörtes, freies Hängen des nach längerem Pendeln zur Ruhe gekommenen Kopfes eine von den Grundbedingungen meiner Arbeit war.

Ich benützte das Rahmengestell des Dioptrographen (d. i. der von MARTIN verbesserte LUCAEsche Zeichentisch), nachdem ich von diesem den größten Teil seiner Bestandteile, nämlich Zeichentisch, Storchschnabel und Objektbrett entfernt hatte. Dann wurde das übrig gebliebene Gestell um 90 Grad gedreht, so daß die größere der beiden Glasplatten, die sonst oben wagrecht liegt, senkrecht stand. Auf den Rahmen wurden dann zwei Querbalken gelegt; von dem rechts liegenden hing an einem möglichst dünnen Draht der Kopf herab, von dem links liegenden ein Lot. Um den Kopf in die gewünschte Ebene einstellen zu können, war der Draht nicht unmittelbar an dem Querbalken befestigt, sondern das zu einer Öse zusammengedrehte Ende des Drahtes hing an einem Schraubenhaken, dessen Schraube sich in das weiche Holz des Querbalkens leicht tiefer oder weniger tief hineindrehen ließ. Das andere Ende des Drahtes war gleichfalls mittels einer Öse an einer möglichst kleinen und möglichst leichten Schraube befestigt, die in die Schädelknochen hineingeschraubt war. Das Loch für diese Schraube mußte mit einem Drillbohrer vorgebohrt werden.

Nun wurde mit Hilfe des Diopterrohres, das auf die Glasplatte der Schmalseite aufgesetzt wurde, Lot und Aufhängedraht genau zur Deckung gebracht, was durch seitliche Verschiebung des das Lot tragenden Querbalkens bewerkstelligt wurde. Dann wurde durch die Drehung der Schraube, an der der Kopf hing, dieser so eingestellt, daß Lambda und Bregma in die Lotlinie fielen, wenn man von der Seite durch das auf die kleinere der beiden Glasscheiben aufgesetzte Diopterrohr hindurchvisierte. Von der Vorderseite dagegen, hat man das reine Profilbild des Kopfes, das man folgendermaßen zeichnen kann. Man setzt mit der linken Hand das Diopterrohr auf die dem Beschauer zugekehrte Fläche der größeren Glasplatte und folgt durch dieses mit einem Fadenkreuz versehene Rohr blickend den Umrissen des zu zeichnenden Gegenstandes, wobei das Rohr derartig verschoben wird, daß der Schnittpunkt der beiden Kreuzfäden genau mit den Umrissen des zu zeichnenden Gegenstandes zusammenfällt. Gleichzeitig folgt auf der Rückseite des Glases ein von der rechten Hand geführter dermographischer Stift den Bewegungen des Rohres. Dabei muß man streng darauf achten, daß die Spitze des zeichnenden Stiftes sich nie vom Schnittpunkte des Fadenkreuzes entfernt.

Übrigens hat MOLLISON nach dem gleichen Grundsatz einen Zeichenapparat konstruiert, den ich aber erst kennen lernte, als meine

Zeichnungen schon beendet waren[1]. Ich bedaure dies deshalb, weil ich sonst so wie MOLLISON auf eine an die Hinterwand der Glasplatte geklebte Gelatinfolie mit der Reißfeder gezeichnet hätte. Ich hätte dann zwei Fehlerquellen vermieden: erstens gaben alle von mir versuchten Stifte einen dicken Strich, trotz beständigen Neuspitzens. Diesen Nachteil habe ich dadurch unschädlich zu machen gesucht, daß mir beim Nachzeichnen des Drahtes immer die linke, beim Nachzeichnen von Kurven immer die konvexe Grenze des Striches galt. Der zweite Nachteil, der durch die Verwendung der Gelatinfolie vermieden worden wäre, bestand darin, daß ich gezwungen war, die auf der Glasplatte enstandene Zeichnung auf Pauspapier zu übertragen, wobei das Papier durch Aufkleben mittels Plastilin gegen Verschiebung gesichert wurde.

Nun wurden, wie schon gesagt, beide Pausen aufeinandergelegt und die Umrißlinien zur Deckung gebracht. Leider ist eine vollständig genaue Deckung der beiden Umrisse nicht möglich, auch wenn der Unterkiefer durch Aufbinden in beiden Aufhängungen in die gleiche Lage gebracht worden war. Denn während die Weichteile, wie Lippen und Wangen bei der Aufhängung im Bregma leidlich normal aussehen, fallen sie beim Aufhängen im Lambda vor, so daß die Gesichtskontur eine vollständig andere wird. Ich mußte mich mit der Deckung der Linie von der Nasenspitze bis zur Protuberantia occipitalis externa begnügen, was übrigens für meinen Zweck keinen ersichtlichen Nachteil hat.

Wenn ich den Schwerpunkt des Kopfes mit Gehirn ermittelt hatte, wurde das Gehirn durch das Hinterhauptloch entfernt, was mittels längerer Einwirkung eines kräftigen Wasserstrahles und dem Einführen eines Gummischlauches nach etwa halbstündiger Arbeit gelingt. Dann wurden die enthirnten Köpfe in gleicher Weise aufgehängt, abgebildet und ihr Schwerpunkt bestimmt.

Sodann wurden die Köpfe mazeriert und der Schwerpunkt des knöchernen Schädels ebenso bestimmt und zwar sowohl mit als auch ohne Unterkiefer.

Es waren also für jeden der 10 Fälle 8 Zeichnungen nötig; nämlich 2 für den Kopf mit Gehirn, 2 für den Kopf ohne Gehirn, 2 für den Schädel mit Unterkiefer und 2 für den Schädel ohne Unterkiefer. Oder je nach der Aufhängungsart 4 Zeichnungen, bei

[1] Vorgeführt auf der Versammlung der Deutschen Anthropologen in Halle 1925.

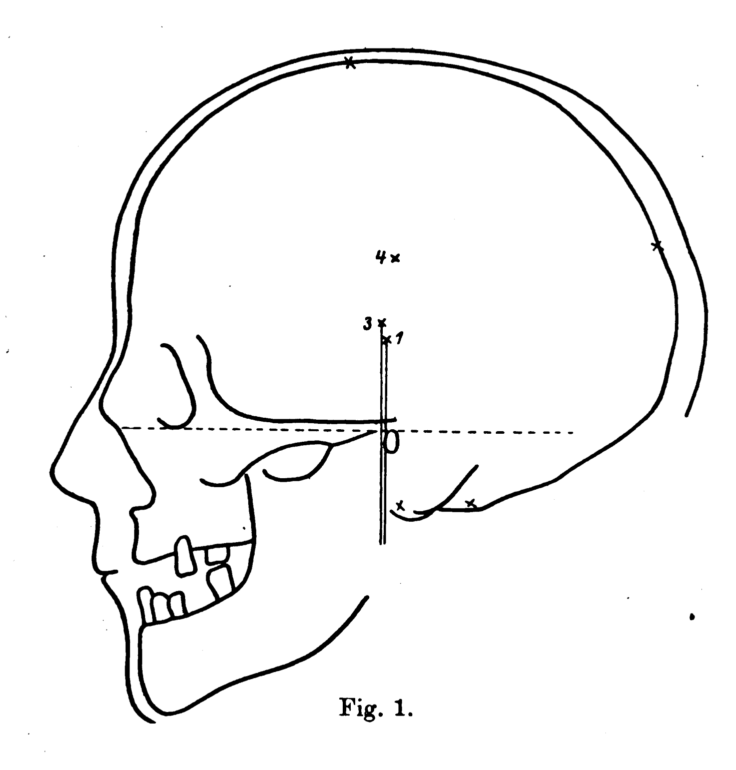


Fig. 1.

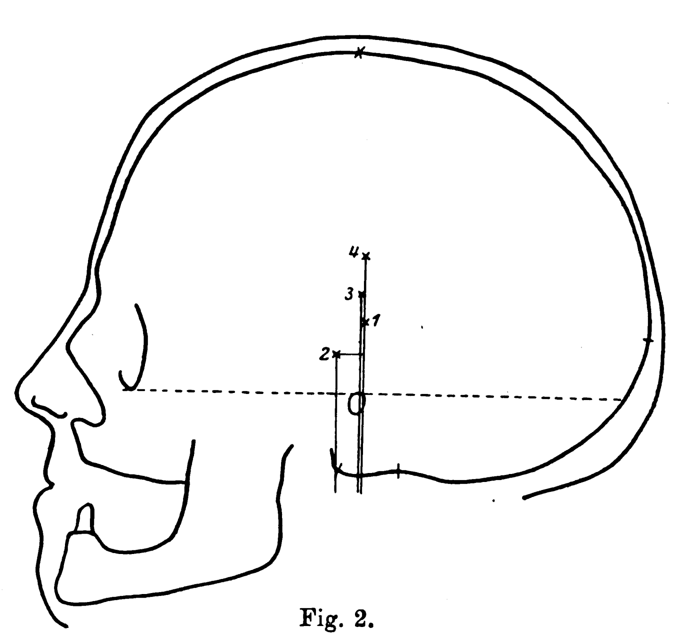


Fig. 2.

der die Aufhängung im Bregma und 4 bei der sie im Lambda stattfand. Die Zahl der von mir gemachten Versuche und Zeichnungen vermehrt sich aber dadurch, daß ich in den meisten Fällen Aufhängung und Zeichnung zweimal vornahm: einmal in der Seitenansicht von links und ein zweites Mal von rechts, um den Einfluß der Asymmetrie auf die Lage des Schwerpunktes zu prüfen. Außerdem wurde zur Feststellung, ob und in welchem Maße Asymmetrie vorhanden ist, der im Bregma aufgehängte Schädel mit Unterkiefer auch von vorne und in der Hintenansicht in der gleichen Weise gezeichnet, wie bei der Herstellung der oben beschriebenen Profilzeichnungen. Knifft man eine solche von vorn oder von hinten aufgenommene Zeichnung in jener Linie, welche dem Aufhängedraht und seiner Verlängerung durch den Kopf entspricht, so kann man an der vorhandenen oder nicht vollständigen Deckung der einander entsprechenden Punkte der beiden Schädelhälften die vorhandene Symmetrie oder Asymmetrie feststellen und im letzteren Falle auch den Grad der Asymmetrie. Hierbei fällt auf, daß wir als Symmetrieebene eine Ebene haben, die durch folgende 3 Punkte bestimmt ist: Lambda, Bregma und Schwerpunkt und die nicht genau zusammenfallen muß mit der idealen Symmetrieebene, also nicht notwendig das Nasion enthalten muß.

Endlich wurde zuletzt zur Nachprüfung der Richtigkeit der durch die beschriebene dioptrische Methode gewonnenen Umrißzeichnung der Schädel mittels des Lissauerschen Perigraphen gezeichnet, wobei die Stahlnadel den Schädel in einer Ebene bestrich, die durch die Punkte: Bregma, Lambda und Opisthion gegeben war. Letzterem Punkt gab ich vor dem Basion den Vorrang, weil er durch den einspringenden Winkel des hinteren Endes des großen Hinterhauptsloches genau bestimmt wird, während der vordere Rand dieses Loches meist eine kleine transversal verlaufende Strecke bildet. Nun konnte ich die perigraphische mit der diagraphischen Umrißzeichnung vergleichen. Eine vollständige Deckung der beiden Umrisse fand allerdings niemals statt, weil seitlich von der Sagittalebene liegende Knochenpartien die Sagittalkurve zu überwölben pflegen, z. B. wenn die Pfeilnaht etwas eingesenkt ist. Solche Unterschiede konnten dann fast immer durch die Betrachtung des Schädels aufgeklärt werden. Bisweilen aber lagen solche seitliche Überwölbungen nicht vor und die Kurven stimmten dennoch nicht ganz. Dann mußte der Schädel erneut aufgehängt und diagraphisch gezeichnet werden, wobei entweder die erste diagraphische Zeichnung als richtig bestätigt oder ihre Fehler

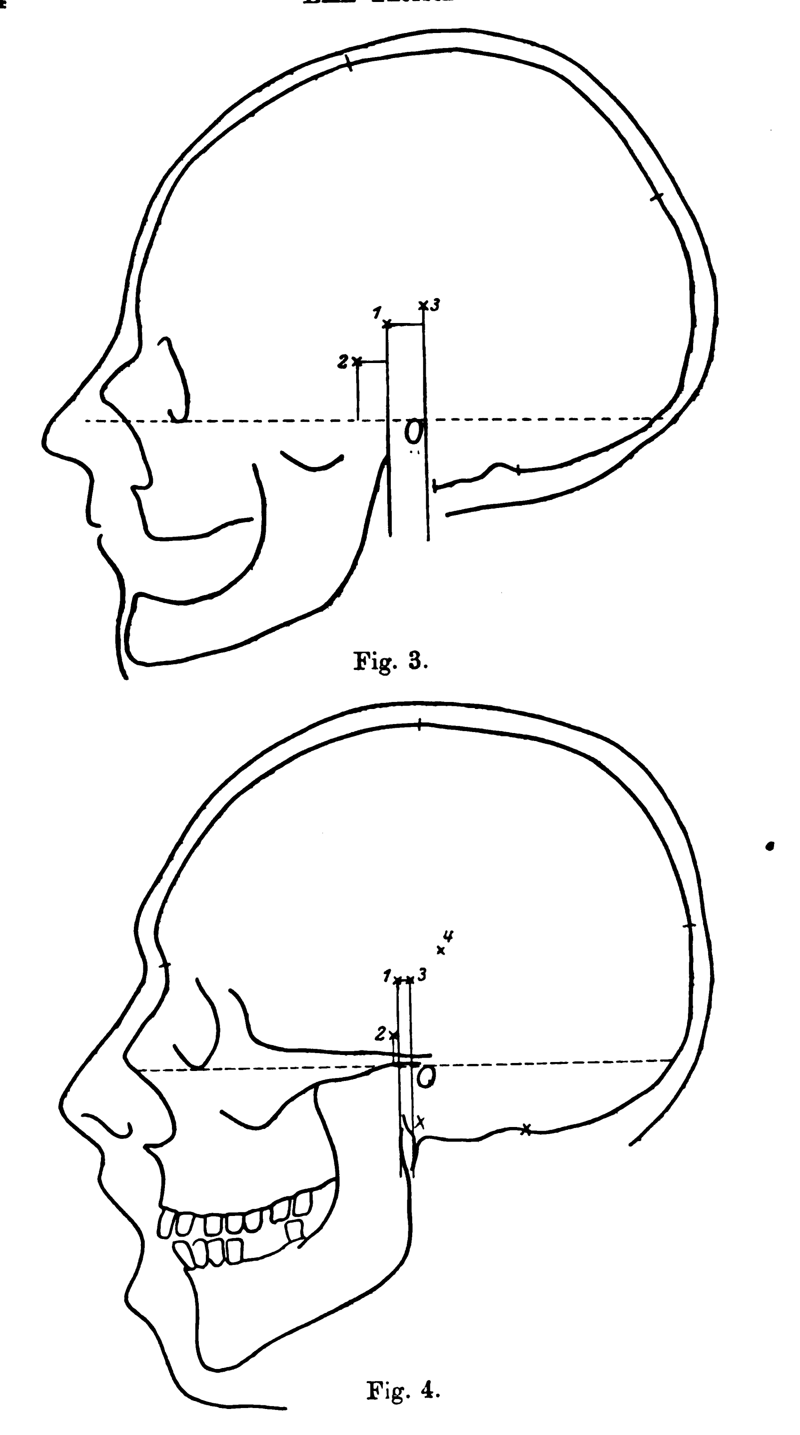


Fig. 3.

Fig. 4.

aufgedeckt wurden. Stimmten beide diagraphischen Zeichnungen untereinander aber nicht mit der perigraphischen, so war damit bewiesen, daß das Opisthion nicht in der sagittalen Schwerebene lag. Die Asymmetrien, die daran Schuld trugen, ließen sich an den erwähnten perigraphischen Zeichnungen in Vorder- und Hinteransicht zeigen.

Waren auf diese Weise die Fehlerquellen zahlreich und die Ergebnisse der Untersuchung nur innerhalb gewisser Grenzen richtig, so scheinen mir doch die Fehler nicht so groß, daß sie nicht ein Urteil über die Lage der Schwerpunkte gestatten.

Wie nötig es ist, daß der Kopf beide Male genau in der Sagittalebene aufgehängt wird, wenn sich die beiden Umrißzeichnungen decken sollen, erfuhr ich leider an Kopf Nr. 10, dessen flaches Hinterhaupt mich zu dem Irrtum verleitete, den Aufhängepunkt des Kopfes (vor der Mazeration) anstatt am Lambda, 21 mm rechts von diesem zu wählen, während die vordere Aufhängung sich richtig in der Mittellinie befand. Infolge dieses Fehlers decken sich die beiden Pausen nicht. Am mazerierten Schädel konnte dann durch Aufhängen desselben am wahren Lambda der richtige Schwerpunkt des Schädels ermittelt und mit dem Schwerpunkt des Schädels der in der gleichen (unrichtigen) Weise festgestellt worden war, wie der Kopf, verglichen werden. Dadurch erhielt ich die Fehler- oder Verschiebungsgröße auch für den Schwerpunkt des Kopfes. Ein Vergleich für Kopf- und Schädelschwerpunkt war hier möglich, nicht aber eine Abbildung dieses Falles.

Um die Lage der verschiedenen Schwerpunkte miteinander vergleichen zu können, wurde für jeden Kopf eine gemeinsame Zeichnung in natürlicher Größe gemacht, in welche die Schädelumrisse eingepaßt wurden. Zum Einzeichnen des Schädelumrisses in den Kopfumriß wurde die Arbeit von Kollmann und Büchly (7) über die Rekonstruktion des Kopfes der Frau von Auvernier zu Rate gezogen. Auf diesen kombinierten Zeichnungen bedeutet:

1 Schwerpunkt des Kopfes mit Gehirn
2 Schwerpunkt des Kopfes ohne Gehirn
3 Schwerpunkt des Schädels mit Unterkiefer
4 Schwerpunkt des Schädels ohne Unterkiefer.

Bei der Reproduktion wurden die Zeichnungen auf $^2/_5$ der natürlichen Größe verkleinert.

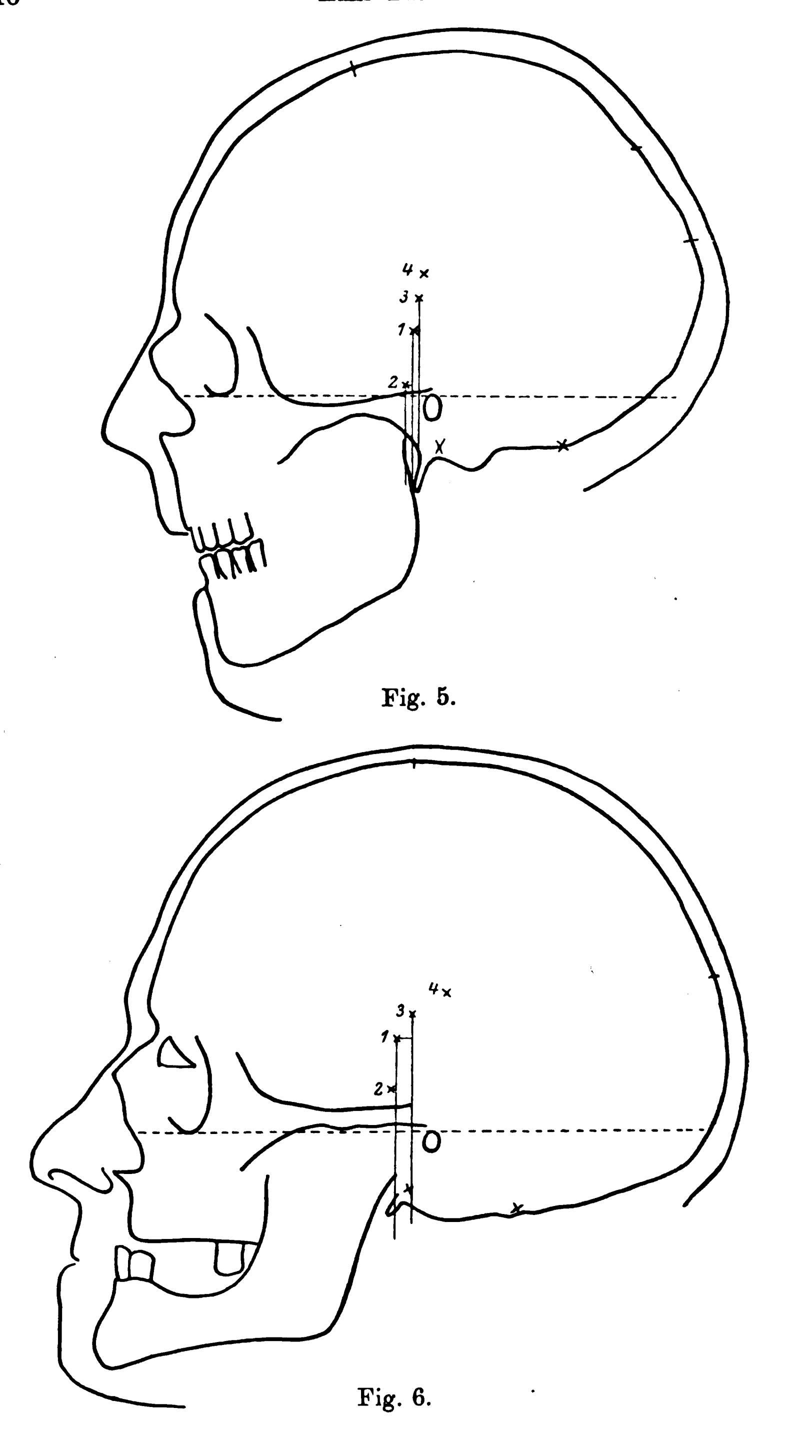


Fig. 5.

Fig. 6.

Ergebnisse.

Meine Hoffnung, daß sich ein stets gleiches Verhältnis zwischen dem Schwerpunkt des Schädels und dem Schwerpunkt des Kopfes werde finden lassen, hat sich nicht erfüllt. Dazu ist anscheinend die Dicke der Schädelknochen und die Ausbildung der Weichteile bei den verschiedenen Köpfen zu verschieden.

Immerhin ergab sich, daß der Schwerpunkt des Schädels mit Unterkiefer immer scheitelwärts vom Schwerpunkt des Kopfes mit Gehirn liegt. Außerdem lag er achtmal unter zehn Fällen hinterhauptwärts. Aber die beiden Ausnahmsfälle, in denen der Schädelschwerpunkt stirnwärts vom Kopfschwerpunkt lag, betreffen meine beiden allerersten Versuche in einer neuen, gar nicht leichten Technik und außerdem sind die Werte für die Entfernung stirnwärts 1 bis 2 mm, also verschwindend kleine Werte, während bei dem Abstand der beiden Schwerpunkte in der entgegengesetzten Richtung neben ebenso kleinen Zahlen auch solche von 11 und 12 mm vorkommen. Um die Entfernung der beiden Schwerpunkte voneinander zu bestimmen, wurde von beiden Schwerpunkten auf die Frankfurter Horizontale die Senkrechte gefällt. Dann wurde durch den tieferen der beiden Schwerpunkte eine Parallele zur Frankfurter Horizontale gezogen. Diese schnitt auf der Senkrechten des höher gelegenen Schwerpunktes seine Entfernung scheitelwärts ab, während sich die Entfernung in der Richtung gegen die Stirn oder gegen das Hinterhaupt auf der Frankfurter Horizontalen als die Entfernung zwischen den Schnittpunkten dieser Linie mit den beiden Senkrechten abmessen läßt.

Ich habe in der folgenden Tabelle auch den von der Abbildung ausgeschlossenen Fall Nr. 10 mit einzubeziehen dürfen geglaubt, obwohl bei diesem wohl die absolute Lage der Schwerpunkte infolge der erwähnten falschen Aufhängung unrichtig ist, wogegen die gegenseitige Lage, um die es sich hier handelt, nur unbedeutend gestört sein dürfte. Der Schwerpunkt des Schädels liegt, bezogen auf den Schwerpunkt des Kopfes (mit Gehirn):

In	Fall	1	5	mm	scheitelwärts	und	2	mm stirnwärts
»	»	2	9	»	»	»	1	» »
»	»	3	6	»	»	»	12	» hinterhauptwärts
»	»	4	1	»	»	»	5	» »
»	»	5	10	»	»	»	1	» »
»	»	6	8	»	»	»	5	» »

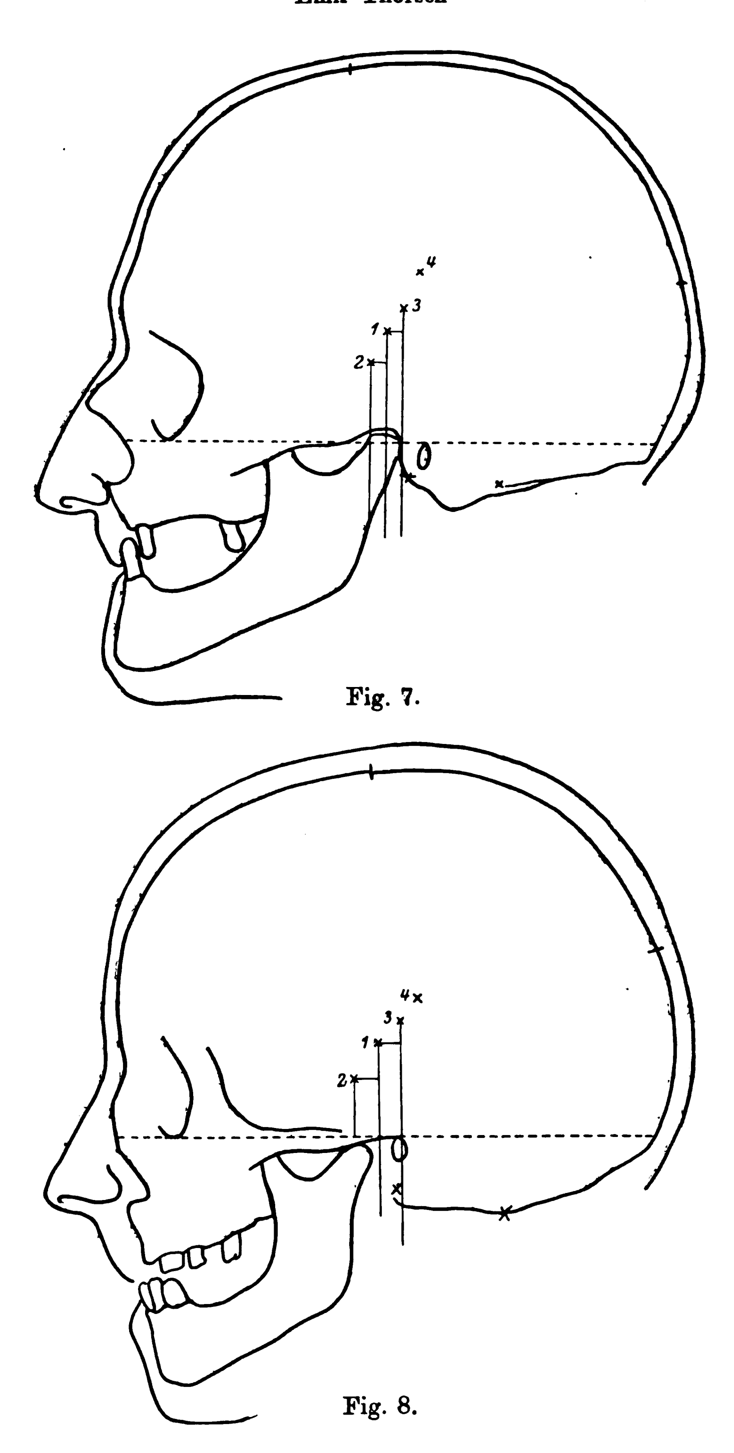


Fig. 7.

Fig. 8.

In	Fall	7	8 mm	scheitelwärts	und	5 mm	hinterhauptwärts
»	»	8	8 »	»	»	8 »	»
»	»	9	15 »	»	»	11 »	»
»	»	10	11 »	»	»	9 »	»

Die Bestimmung des Schwerpunktes des Kopfes ohne Gehirn geschah zu dem Zwecke, den Einfluß des Hirngewichtes auf die Gewichtsverteilung im Kopf zu ergründen. Es fand sich, daß der Schwerpunkt des Kopfes ohne Gehirn *tiefer* und weiter *stirnwärts* liegt als der Schwerpunkt des Kopfes mit Gehirn. Das stimmt vollständig mit dem überein, was ich erwartet hatte. Das Tieferliegen des Schwerpunktes nach der Enthirnung hat seinen Grund darin, daß nun ein verhältnismäßig größerer Teil der Masse in der unteren Kopfhälfte liegt als vorher; das Stirnwärtswandern des Schwerpunktes stimmt zu der Tatsache, daß von zwei belasteten Wagebalken, die ungleich entlastet werden, der stärker Entlastete in die Höhe steigen wird. Beim enthirnten Kopf fehlt in der Stirnhälfte nur Großhirn, während in der Hinterhauptshälfte außer der hinteren Hälfte des Großhirns noch das Kleinhirn fehlt.

Es folgen nun die Zahlen, die aussagen, um wie viel mm der Schwerpunkt des Kopfes ohne Gehirn tiefer und weiter stirnwärts lag als der Schwerpunkt des Kopfes mit Gehirn:

Bei	Fall	2	um	10	mm	tiefer	und	um	8	mm weiter stirnwärts
»	»	3	»	12	»	»	»	»	9	» » »
»	»	4	»	18	»	»	»	»	2	» » »
»	»	5	»	19	»	»	»	»	3	» » »
»	»	6	»	17	»	»	»	»	2	» » »
»	»	7	»	11	»	»	»	»	5	» » »
»	»	8	»	12	»	»	»	»	8	» » »
»	»	9	»	6	»	»	»	»	3	» » »
»	»	10	»	6	»	»	»	»	4	» » »

Kopf Nr. 1 wurde nicht enthirnt, fehlt also in dieser Aufzählung.

Daß der Schwerpunkt des Schädels ohne Unterkiefer höher liegt als der des Schädels mit Unterkiefer und gegen diesen hinterhauptwärts verschoben ist, erklärt sich in gleicher Weise wie das Stirnwärtswandern des Kopfschwerpunktes bei der Enthirnung. Die Bestätigung hierfür findet sich auf allen Abbildungen.

Wir kommen nun zum Ausgangspunkt unserer Untersuchung: Wie verhält sich der Schwerpunkt des Kopfes zum Ohrpunkt? Die Schwerlinie des Kopfes, welche auf der Frankfurter Augenohrebene

senkrecht steht, schneidet die erwähnte Horizontale stets **vor** dem Ohrpunkte, mit einer einzigen Ausnahme bei Kopf Nr. 2; hier liegt der Schnittpunkt zwar hinter dem Ohrpunkt, aber um den winzigen Betrag von 1 mm. Außerdem bildete Fall Nr. 2 auch beim Vergleich des Kopfschwerpunktes mit dem Schädelschwerpunkt eine Ausnahme, die uns die Aufstellung einer Regel störte. Es kann also bei diesem Fall ein Fehler vorliegen. In den übrigen 9 Köpfen lag der Schnittpunkt der Senkrechten mit der Frankfurter Horizontale 3, 8, 8, 6, 12, 12, 6, 5 und 9 mm vor dem Ohrpunkt. Das Ergebnis der Unter-

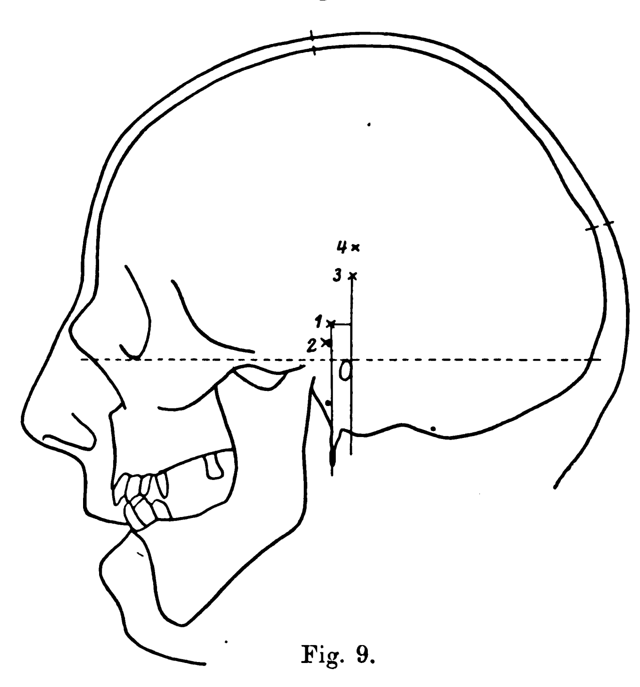


Fig. 9.

suchung ist also, daß die Einführung des Schnittpunktes der Schwerlinie des Kopfes mit der Augenohrlinie als Trennung zwischen vorderem und hinterem Schädelabschnitt zwecks Teilung der Schädel in stirnstrebige (frontipetale) und hinterhauptstrebige (occipitopetale), die Zahl der zur ersteren Gruppe zugehörigen etwas vermindern, die der zweiten Gruppe entsprechend vermehren würde. Im großen ganzen aber dürfte der dadurch bewirkte Unterschied unbedeutend sein und so sehe ich als das Ergebnis dieser Arbeit folgendes an: Die Projektion des Kopfschwerpunktes auf die Frankfurter Horizontale liegt nicht allzuweit vor dem Ohrpunkt; die Froriepschen Einteilungsbegriffe sind also auch vom Standpunkte der Gewichtsverteilung gerechtfertigt.

Schließlich spreche ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. FICK für die Förderung meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank aus, gedenke in wehmütiger Dankbarkeit des dahingeschiedenen Herrn Prof. Dr. HAUSCHILD, der an den Anfängen dieser Arbeit helfend Anteil nahm und danke auch Herrn Dr. RUDOLF MAIR für manchen klugen Rat.

Schriftenverzeichnis.

1. FRORIEP, A., Zur Kenntnis der Lagebeziehung zwischen Großhirn und Schädeldach bei Menschen verschiedener Kopfform. Leipzig 1897.
2. SCHEWKUNENKO, V. N., Über einige Faktoren, welche auf die Topographie der Körperorgane einwirken. Arch. f. klin. Chir. Bd. 119. Berlin 1922.
3. SHINDO, T., Über die FRORIEPschen frontipetalen und occipitopetalen Schädeltypen verschiedener Rassen unter Berücksichtigung der Ursachen der Typusbestimmung. Anat. Hefte, Bd. 47, Heft 143. Wiesbaden 1913.
4. MELNIKOFF, A., Der Schädel vom Gesichtspunkt der Typenlehre. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 76, Heft 6. 1925.

4a. MINKIN, S., Beitrag zur Frage der Architektur des äußeren Schädelgerüstes. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 76, Heft 2/4. 1925.

5. BRAUNE, W. und FISCHER, O., Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Abh. d. kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. zu Leipzig, Bd. 15. 1889.
6. MOLLISON, TH., Die Verwendung der Photographie für Messungen der Körperproportionen. Arch. f. Anthropol. N.F., Bd. 9. 1910.
7. KOLLMANN, J. und BÜCHLY W., Die Persistenz der Rassen und die Rekonstruktion der Physiognomie prähistorischer Schädel. Arch. f. Anthropol., Bd. 25. 1898.

(Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin.
Vorstand: Geh. Med.-Rat R. Fick.)

Die Gelenke der Tigerhand.

Ein Beitrag zur vergleichenden Gelenkmechanik.

Von

Dr. W. Kniepkamp,

Assistent der Orthopädischen Klinik der Universität Berlin.

Mit 14 Textfiguren.

(Eingegangen am 23. November 1925.)

In der Gruppe der vergleichend-anatomischen Untersuchungen über die spezielle Gelenkmechanik steht die tierische Hand bis heute sehr im Hintergrund. Während der Einblick in die Funktion der Hand beim Menschen schon bis an die Grenze des Erreichbaren vorgeschritten ist, haben wir über die Bewegungen, die in ihr beim Tier vor sich gehen, nur vereinzelte Mitteilungen, welche, mehr von vergleichend-morphologischen Gesichtspunkten ausgehend, die Probleme der Mechanik der Gelenke nur streifen. Ähnlich, wenn auch etwas günstiger, liegen die Verhältnisse in der Bearbeitung der Handbänder. PARSONS vergleichenden Übersicht über das Handgelenk der Säugetiere verdanken wir einige wertvolle Angaben über den Bandapparat. Mehr noch haben die Bedürfnisse der Tierheilkunde zur Ausfüllung der Lücken beigetragen. So sind in den Lehrbüchern und in Einzelarbeiten schon eingehendere Darstellungen der Handbänder, wenigstens derjenigen der großen Haustiere zu finden. Am Hund sind u. a. von KÖHLER 1902 und SÜPPEL 1921 genaue Untersuchungen hierüber durchgeführt worden.

Es sind Vorstellungen von Funktionen und Gebrauchsmöglichkeiten, wie Griff, Faustschluß, Dorsalflexion, radiale und ulnare Abduktion — um die hervorstechendsten Fähigkeiten zu nennen — die dazu geführt haben, nur dem Endglied der menschlichen Thoraxextremität die Bezeichnung »Hand« zu geben, und diese Beschränkung scheint berechtigt, wenn die Funktion vorangestellt wird. Allein die

Anforderungen der Statik haben beim Tier zu grundlegenden und vielseitigen Änderungen der Knochen- und Gelenkformen und, in Abhängigkeit davon, der Bänder geführt und die Bewegungen sehr »spezialisiert«. Morphologisch lassen sich aber, wie GEGENBAUR nachgewiesen hat, alle Umwandlungen als »allgemeinen Verhältnissen



Fig. 1.
Handwurzelskelet des Tigers »nach Form«. Ansicht von dorsal.

untergeordnet« erklären, »und fallen zusammen mit der Verschiedenheit der funktionellen Beziehungen der Extremität«. Damit rechtfertigt sich die Ausdehnung der Bezeichnung »Hand« für das Endglied der Thoraxextremität auch beim Tier.

Zur vorliegenden Untersuchung, die sich auf die Handgelenke von drei zur Gruppe der Fleischfresser gehörenden Tieren, Tiger, Löwe und Hund erstreckt, konnte ich benutzen die beiden Schulter-

gliedmassen eines Tigers aus dem hiesigen zoologischen Garten. Ferner stellte mir Herr Prof. Kurz-Münster die linke vordere Extremität einer Löwin in liebenswürdiger Weise zur Verfügung. Endlich zog ich aus früher angestellten, eigenen Untersuchungen am Hund stammende

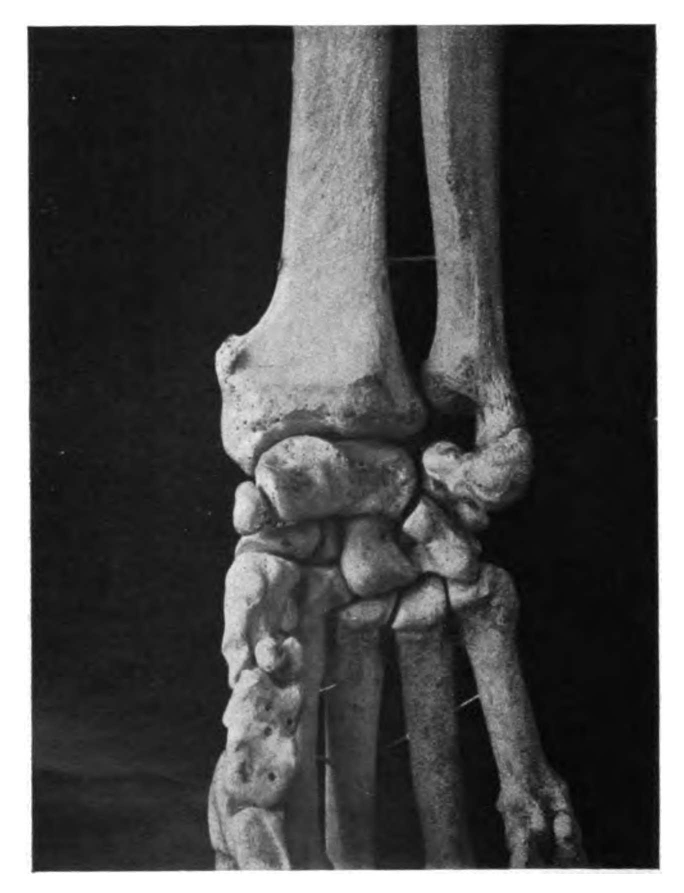


Fig. 2.
Handwurzelskelet des Tigers »nach Form«. Ansicht von volar.

Befunde und Aufzeichnungen zum Vergleich heran. Die Ausführung der Knochenzeichnungen übernahm Fräulein Elsa Grimm. Sie sind im Druck auf etwa 1 : $^2/_3$ verkleinert.

Während die linken Gliedmaßen des Tigers und des Löwen als Muskel- und Gelenkpräparate dienten, geschah die Bearbeitung der rechten Tigerhand nach der Gipsformmethode von H. Virchow. Das so gewonnene Knochenpräparat (Fig. 1 und 2) zeigt die Hand

in Streckstellung und ist für die Untersuchung gebraucht in dem Sinne, daß es eine Endstellung der Gelenke darstellt. Es ist gleichzeitig eine Ausgangsstellung zur Beugung, die das Tier etwa im Stand einnimmt, oder auch in dem Augenblick, da im Schritt der Körper über die senkrecht stehende Gliedmaße hinweggeht. Um über die zum Teil als außerordentlich verwickelte zu bezeichnenden Gelenkflächenformen zur Übersicht zu gelangen, benutzte ich einen Vorteil, den die Gipsform-Methode liefert: die Aufstellung und Bearbeitung des Karpus in Stücken, in diesem Falle in einzelnen Knochenreihen; eine Untersuchungsart, die H. Virchow an menschlichen Händen zuerst benutzt und mehrfach beschrieben hat. Durch ein solches Vorgehen tritt die Vielseitigkeit der Formen eigentlich nur noch stärker hervor, aber man gelangt über die Analyse der Einzelgelenke, über die Stellung der Flächen, vor allem über die Weite und Richtung der Gelenkspalten um so leichter, ich möchte sagen: nur so zur Klarheit über die mechanischen Grundlagen und Bewegungsmöglichkeiten gerade sehr komplizierter Gelenke.

A. Proximales Handgelenk.

An der Bildung des proximalen Handgelenkes beteiligen sich die beiden Unterarmknochen, sowie drei Handwurzelknochen. Da eine dreieckige, faserknorplige Bandscheibe, wie sie in der menschlichen Hand vorhanden ist, hier fehlt, nimmt die Elle mit ihrem Fortsatz an dem Gelenk direkt teil. Der größte der Handwurzelknochen, das Os radiale et intermedium, vereinigt zwei Formelemente in sich, entsteht aber, wie Gegenbaur angibt, aus einem einzigen Knochenkern. Das Os accessorium, welches dem menschlichen Os pisiforme entspricht, ist zu einem langgestreckten Knochen umgestaltet, der weit volarwärts aus der Handwurzel herausragt und als langer Hebelarm den Muskelzug auf das Gelenk überträgt.

I. Gelenkflächen des proximalen Handgelenkes.

(Fig. 3 und 4.)

a) Radius. Die distale Gelenkfläche des Radius setzt sich aus zwei der Form nach ganz verschiedenen Teilen zusammen. Zu etwa zwei Dritteln ist sie in ihrem dorsalen Abschnitt in querer und sagittaler Richtung konkav. Der übrige Teil ist zu einer Sattelfläche umgeformt, die so entstanden zu denken ist, daß die ulnare Hälfte des volaren Gelenkflächenrandes auf die volare Fläche des distalen Radiusendes umgelegt ist. Eine Seitenansicht von der ulnaren Hälfte der

gesamten Radiusfläche ergibt demnach eine S-förmige Linie. MARTIN spricht von einer »einzigen, flachen Gelenkgrube« für das Radiale. GIEBEL in BRONNS Klassen und Ordnungen beschreibt sie als eine »querkonkave Karpusfläche«. ELLENBERGER und BAUM nennen sie beim Hund »seicht wellenförmig« (Fig. 3).

Die große Achse des konkaven Anteiles der Fläche bildet mit der Längsrichtung des Rückens der Sattelfläche einen nach ulnar offenen Winkel, dessen Scheitel etwa 1 cm radial-auswärts vom Speichenfortsatz liegt. Der sattelförmige Teil erstreckt sich vollständig auf den weit vorspringenden Speichenfortsatz, wodurch er schräg zur Längsrichtung der Speiche steht, und zwar beträgt die Abweichung etwa 22° ulnarwärts. Endlich ist die Längslinie des Sattelrückens ein Teil einer Schraubenlinie, d. h. ihr radiales Ende

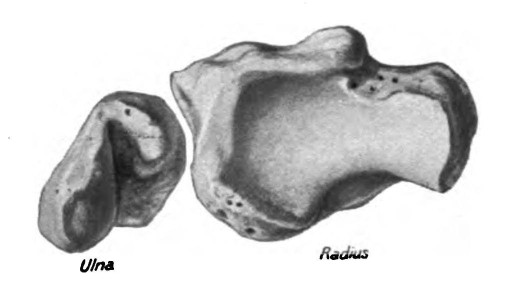


Fig. 3.

Proximales Handgelenk des Tigers.
Ansicht der Gelenkflächen des Radius und der Ulna von distal.

würde, fortgeführt, volarwärts unter dem Speichenfortsatz verschwinden. Diese drei Neigungen: 1. dorso-volar schräg, 2. nach distal-radial gebogen, 3. in sich geschwungen, ergeben die Bedingungen für eine Schraubenfläche.

b) Ulna. Die Ulna nimmt an dem proximalen Handgelenk teil mit einer Fläche, welche, schäg radial-vorwärts gewendet, ganz auf ihrem großen Griffelfortsatz liegt. In allen Richtungen konvex, stellt sie einen Gelenkkopf dar.

c) Os radiale et intermedium (Fig. 4). Es ist ein fast viereckiger Knochen, dessen radial-volare Ecke stark vorspringt und zusammen mit dem ihr außen anliegenden Sesambein eine ausgeprägte Eminentia carpi radialis bildet. Diese Ecke ist nach proximal zungenförmig umgebogen zu einem der Radiusfläche entsprechenden Sattel, so daß auch hier eine Zweiteilung der Fläche in konvexen und sattelförmigen Teil besonders deutlich wahrzunehmen ist.

d) Os ulnare. Dieser vergleichsweise kleine, schräg stehende Knochen kehrt seine Gelenkfläche für den Ellenfortsatz etwas nach ulnar-auswärts und berührt mit seiner nach proximal gerichteten, stumpfen Kante das große volare Handband, ebenso das starke Band zwischen Ulna und Radius. Beim Hund findet sich fast regelmäßig, daß es mit dieser Kante noch zur Gelenkung mit dem Radius in einer besonderen, kleinen Teilfläche kommt. Die volare Fläche entspricht der dorsalen »Fußfläche« des Os accessorium.

e) Os accessorium. Es wendet je eine große dreieckige Fläche schräg ulnarwärts zum Ellenfortsatz und eine dorsale zum Os ulnare.

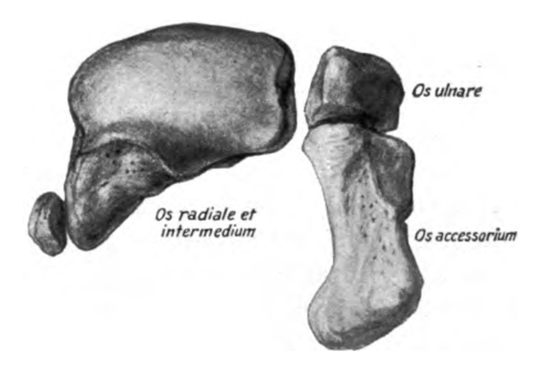


Fig. 4.

Proximales Handgelenk des Tigers.
Ansicht der ersten Handwurzel-Knochenreihe von proximal.

Der Gelenkspalt klafft auf der dorsalen Seite zwischen dem Radius und dem Os radiale et intermed. ziemlich weit, doch bildet hier die Kapsel eine dicke Gelenklippe. Außerdem legt sich in den Spalt an dieser Stelle ein breiter Fettkeil, der an der Innenseite der Kapsel festsitzt. Auffallend weit steht auch in Streckstellung das Os ulnare von dem Ulnafortsatz ab. Beim Hund ist die betreffende Fläche des Os ulnare in der Mitte pfannenförmig vertieft zur Aufnahme der Spitze des Ellenfortsatzes. Nach Parsons zusammenfassenden Bemerkungen über das Säugerhandgelenk ist eine solche Pfanne die Regel, wenigstens bei folgenden, von ihm untersuchten Tieren: Rhesus, Cercopithecus Lalandi, Cynocephalus Sphinx, Ateles Paniscus, Lemur; Igel, Nagetiere, Dasyurus, Ornithorynchus, Echidna. Beim Löwen und Tiger ist die Pfanne nicht zu finden, wie überhaupt das Os ulnare bei diesen Tieren vergleichsweise sehr klein ist.

II. Bandverbindungen des proximalen Handgelenkes.

a) Volare Bänder (Fig. 5). Die volaren Bänder liegen in zwei Schichten übereinander, von denen die oberflächliche besteht aus dem außerordentlich dicken und breiten Lig. carpi trsv. und einem langen, sehr festen Zug der tiefen Armfaszie. Das quere Handband liegt der tiefen Schicht, den Eigenbändern der Handgelenke, auf und ist verwebt mit einem starken Faszienzug, der im proximalen Drittel des Radius entspringt und wie beim Menschen den M. pronator quadratus bedeckt. Scharlau spricht beim Löwen von einer Fascia profunda.

Die Verbindungen des Vorderarmes mit der Handwurzel gehen sowohl vom Radius wie von der Ulna aus. Im Gegensatz zu den Verhältnissen an der menschlichen Hand, wo sie an die erste und zweite Handwurzelknochenreihe gehen, bleiben sie hier auf die erste beschränkt. Nach Süppel und eigenen Untersuchungen trifft dies für den Hund so zu, wie für Löwe und Tiger.

1. Volares Speichen-Handwurzelband. (Lig. radio-carpeum vol.; Ligamentum rhomboides nach Ellenberger und Baum). — Vom Proc. styl. radii, distal, sowie unter der Sehnenrinne für den M. abd. poll. entspringen außerordentlich dicke Bandmassen, die zugleich die stärksten der Hand sind. Dadurch, daß der Speichenfortsatz weit über die Gelenkspalte nach distal vorragt und so neben das Os radiale et intermed. zu liegen kommt, ist die Richtung des Bandes merkwürdigerweise eine fast quere zur Längsachse der Speiche. Sein Ansatz umfaßt die ganze radial-volare Kante und die radiale Hälfte der unteren (volaren) Fläche des Os radiale et intermed. Ein großer Teil der »Kantenfasern«, die mehr oberflächlich liegen, strahlt aus bis zum Os accessorium und ist als palmare Schicht des Lig. carpi trsv. anzusehen. Von dieser wird auch die Sehne des M. flexor carpi rad. eingescheidet. Ein anderer, schwächerer Teil des Bandes, und zwar diejenigen Fasern, welche am weitesten distal am Griffelfortsatz entspringen, biegen aus der fast queren in die Längsrichtung des Radius ab und endigen an der Eminentia carpi rad. (Sesambein). Sie sind als Lig. collat. rad. bezeichnet (s. Fig. 5). Die tiefen Züge des ganzen Bandes, welche zur volaren Fläche des Os radiale et intermed. gehen, sind die stärksten und funktionell wichtigsten; sie stellen das eigentliche Lig. carpi vol. dar. Die Unterscheidung der verschiedenen Teile geht aus der Faserrichtung hervor: Die tiefen Züge entspringen am meisten proximal am Speichenfortsatz und unterkreuzen in ihrem Verlauf die oberflächlichen, ziehen also schräger

nach distal-einwärts. Parsons beschreibt ein tiefes radio-carpales Band als Bestandteil der palmaren Portion der Kapsel. Süppel bezeichnet beim Hund als »Ligamentum collat. radiale breve« ein Band, das »über die Sehnenrinne und Sehne (des M. abd. poll.) hinweggeht und an der dorso-radialen Fläche des Os carpi radiale et intermedium endet«. Seiner Beschreibung nach müßte sein Band zum Lig. carpi dors. gehören; seine Abbildung entspricht den beim Tiger als tiefe

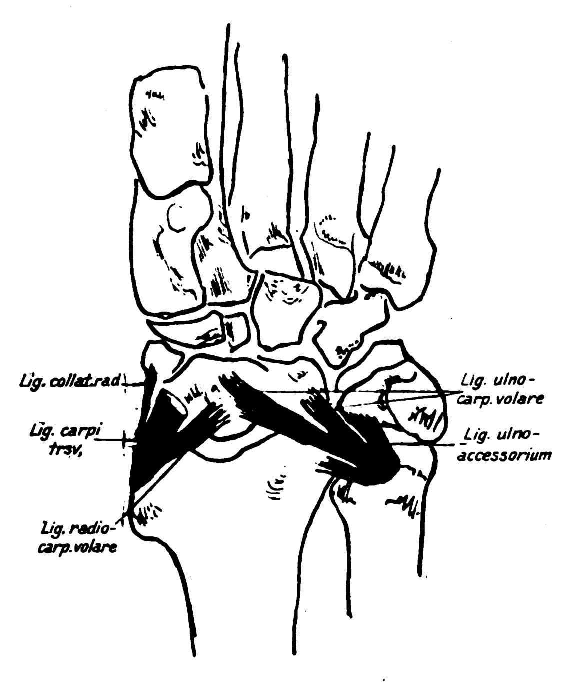


Fig. 5.
Volare Bänder des proximalen Handgelenkes (Tiger).

Züge angegebenen, allerdings nicht in der Richtung und Stärke. Nach meinen Befunden stimmen die Verhältnisse beim Tiger, Löwen und Hund überein.

2. Volares Ellen-Handwurzelband (Lig. ulno-carpeum vol.). — Aus der tiefen Bändergrube der Ulnaepiphyse entspringt ein Band, das ebenfalls sehr stark und noch länger ist, als das volare Speichen-Handwurzelband. Es geht ohne Verwachsung über die proximale Ecke des Os ulnare hinweg und bildet eine Pfanne für diesen Knochen, die besonders wichtig wird bei starker Beugung, da sie sich zwischen den volaren Gelenkflächenrand der Speiche und das Os ulnare einschiebt. Es ist angeheftet an der volaren Fläche des Os radiale

et intermed. Ich fand es beim Tiger durch Fett in zwei Schichten geteilt. R. FICK beschreibt beim Menschen ein Band als Ligamentum ulno-carpeum volare, dessen Ursprung in der Grube an der Wurzel des Ellengriffels liegt; die distalen Bündel erreichen zum Teil das Kopfbein. Er bemerkt, daß dieses Band »nicht so regelmäßig und auffällig, aber oft gerade so fest wie das Speichenhandband« sei. Nach PARSONS Angaben bilden die beiden Vorderarm-Handwurzelbänder zusammen ein X. Demnach müßten sie sich kreuzen; ein Befund, den ich bei Löwe, Tiger und Hund nicht bestätigt finde. Das volare Ellenhandwurzelband erreicht, wie erwähnt, den Ansatz des volaren Speichenhandwurzelbandes, der radial von der Mittellinie der Hand gelegen ist; dadurch ist das Ellenhandband länger. Die Vergleichsmaße sind beim Tiger: Lig. ulno-carpeum vol. = 5,3 cm, Lig. radio-carpeum vol. = 3,4 cm. Beide Bänder stehen ihrer Richtung nach etwa senkrecht zueinander in einem Winkel, der nach proximal offen ist. Den Winkel füllt die Gelenkkapsel aus, die zwar sehr dick und fest ist, weil die Fascia profunda sich darüber legt; besondere Verstärkungszüge scheint sie an dieser Stelle jedoch nicht zu besitzen. SÜPPEL beschreibt sie als »gerades Band vom Radius zum Os carpi radiale et intermedium«.

Zum Verständnis der Wirkung dieser beiden Bänder scheint es mir angebracht, auf die betreffenden Verhältnisse in der menschlichen Hand vergleichend hinzuweisen. Die beiden Bänder, Lig. radio-carpeum vol. und Lig. ulno-carpeum vol. in ihrer Gesamtheit benennt HENLE (zit. nach R. FICK, Hdb. I. S. 232) mit dem Namen »Ligamentum carpi volare arcuatum«, volares Bogenhandband. Der Scheitel des Bogens, bzw. der Ansatzpunkt der Bänder, liegt volar am Kopfbein, also in der Mittellinie der Hand. Durch das Kopfbeinköpfchen geht aber beim Menschen auch die dorso-volare Achse für die ulnare und radiale Abduktion der Hand. Die beiden Bänder sind beim Menschen fast gleich lang und stellen etwa Krümmungsradien der Vorderarmgelenkfläche dar. Der Zusatz R. FICKS, daß die Bandzüge sich auch bei den Seitenbewegungen der Hand spannen, erklärt sich wohl daraus, daß sie alle distal vom Drehpunkt ansetzen müssen. Wir können jedenfalls sagen, daß die Seitenbewegungen der menschlichen Hand durch die Richtung der beiden Bänder nicht gehemmt werden.

Nach der Beschaffenheit der Gelenkflächen sind auch beim Tiger Seitenbewegungen der Hand durchaus möglich. Der Ansatzpunkt der volaren Vorderarm-Handwurzelbänder aber ist verlegt einerseits

aus der Mittellinie nach radial, andererseits nach proximal auf die erste Reihe der Handwurzelknochen. Daher kommt er als Drehpunkt des Gelenkes nicht in Frage, es werden vielmehr die radialen und ulnaren Abduktionsbewegungen gesperrt.

Außer der Ausschaltung der Seitenbewegungen der Hand kommt den Bändern noch die Aufgabe zu, die Dorsalflexion über die Mittelstellung der Hand zu verhindern. Dazu ist natürlich die Verlegung des Ansatzpunktes auf die proximale Reihe der Handwurzelknochen besonders günstig.

3. Speichen-Handwurzel-Innenband (Lig. radio-carpeum interarticulare) (Fig. 9). Im Gelenkraum des proximalen Handgelenkes selbst findet sich ein Band von besonderer Bedeutung. Es ist dies ein kräftiger, im Querschnitt dreieckiger Strang, der am ulnaren Drittel der volaren Radius-Gelenkflächenkante mit breiter Basis entspringt und in einem Grübchen der zum Os ulnare gewendeten Fläche des Os radiale et intermed. endet. Es bestehen Verbindungen zwischen ihm und dem diese beiden Knochen verbindenden Lig. interosseum, was auch Süppel beim Hund erwähnt. Das Band durchzieht also, den Befestigungspunkten nach, in etwas schräg dorso-volarer Richtung ohne Vereinigung mit der Kapsel das Gelenk. In Streckstellung der Hand erscheint es gespannt und durch die Annäherung der Befestigungspunkte nach radial konkav gebogen, zusammengeschoben. Mit zunehmender Beugung, wenn sich das Ansatzgrübchen im Os radiale et intermed. in dorsaler Richtung vom volaren Band der Radiusgelenkfläche entfernt, spannt es sich. Am Ende der Bewegung steht es, aufgewickelt gleichsam um die ulnare Kante des Os radiale et intermed., fest und begrenzt die Beugung der Handwurzel gegen den Vorderarm. Nach Parsons ist das Band der Rest einer bei vielen Säugern vollständigen Scheidewand, die das proximale Handgelenk in eine radiale und ulnare Hälfte teilt. Er gibt an, daß die Trennung, wenn sie unvollständig ist, gewöhnlich im vorderen, palmaren Teil des Gelenkes liegt.

Mit den übrigen beiden Handwurzelknochen, dem Os accessorium und Os ulnare ist der Radius auf der volaren Seite gar nicht, die Ulna nur schwach und lose verbunden. Es biegen Fasern des volaren Ellen-Handwurzelbandes zur Basis des Os accessorium ab (Lig. ulno-accessorium) (Fig. 5). Am Rande der Handwurzel ist ein kurzes, schwaches Band in die Kapsel eingelegt. Süppel bezeichnet es beim Hund als »Ligamentum collaterale ulnare breve«. Beim Tiger und Löwen zieht es von der ulnaren Seite des Ellenfortsatzes zur Außen-

kante des Os ulnare und Os accessorium. Der volare Anteil der Gelenkkapsel, die von der Elle auf das Os accessorium übergeht, ist sehr dünn. Volare Bänderzüge von der Elle zum Os ulnare, wie sie ELLENBERGER und BAUM beim Hund angeben, sind beim Tiger und Löwen nicht nachzuweisen, auch SÜPPEL erwähnt sie beim Hund nicht.

b) Dorsale Bänder (Fig. 6). Auf dem Handrücken liegt die Hauptsicherung in der Verbindung der Speiche mit dem Os ulnare.

Dorsales Speichen-Handwurzelband (Lig. radio-carpeum dors.) Von dem dorsalen Rande der Speichengelenkfläche ziehen starke

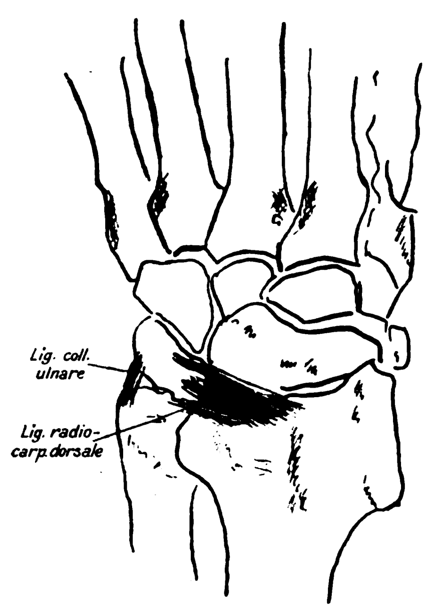


Fig. 6.
Dorsale Bänder des proximalen Handgelenkes (Tiger).

Bündel schräg ulnarwärts zur Rückenfläche des Os ulnare. Den radialen Teil derselben fand ich beim Löwen stärker als beim Tiger. Die dreieckige Lücke zwischen Elle und Speiche wird von quer gerichteten Fasern des Bandes geschlossen, welche, wie auch SÜPPEL beim Hund gefunden hat, den Griffelfortsatz der Elle erreichen. Das Os radiale et intermed. bleibt dorsal vollkommen frei von Bändern, es ist mit der Speiche nur durch eine dünne, durchscheinende Kapsel verbunden, die sehr geräumig und an dieser Stelle durch das starke dorsale Handrückenband, Lig. carpi dorsale, geschützt ist.

c) Dorsales Eigenband der proximalen Handwurzelknochen (Lig. intercarpeum trsv. dors.) (Fig. 11). Dieses Band zieht auf dem

Handrücken als kurze, kräftige Verbindung von der dorso-ulnaren Kante des Os radiale et intermed. zum Os ulnare. — Auch im Gelenkspalt zwischen den beiden Knochen liegen Bandmassen, die ihn ganz ausfüllen. Es läßt sich immerhin bei der Weite des Spaltes eine geringe Beweglichkeit der Knochen gegeneinander feststellen.

Die Handrückenbänder des proximalen Handgelenkes gestatten dem Os radiale et intermed. die flexorischen Bewegungen, sie hemmen aber die Beugung des Os ulnare und sichern es gleichzeitig gegen seitliche Verschiebungen.

III. Bewegungen im proximalen Handgelenk.

Durch den Ausfall der Dorsalflexion erreicht die Streckbewegung der Fleischfresserhand ihr Ende schon in einer Stellung, die beim Menschen in der Mitte zwischen den Grenzen der Dorsal- und Volarflexion liegt. R. Fick bezeichnet in der menschlichen Hand diese Lage als »Normalstellung«, in der die »Längsachse des 3. Mittelhandknochens, die Längsachse des Kopfbeines und die ‚Längsachse des Unterarmes‘ in eine gerade Linie fallen, bzw. einander parallel laufen«. Eine solche Achsenlage findet sich beim Fleischfresser in der Stellung am Ende der Dorsalflexion. Wie die Aufstellung des Skelettes nach der Form-Methode H. Virchows ergeben hat, stehen sich die einzelnen Gelenkflächen in dieser Lage am meisten kongruent gegenüber. Es scheint mir daher zweckmäßig, diese Haltung der Hand als Ausgang für die Betrachtung der Bewegungen zu wählen. Ich bezeichne sie als „Streckstellung«.

Für die Orientierung über die Bewegungsmöglichkeiten im proximalen Handgelenk bieten die Gelenkflächen günstige Anhaltspunkte. Wie oben bemerkt wurde, ist nur der dorsale Teil des Gelenkes zwischen dem Radius und dem Os radiale et intermed. ein Abschnitt eines Ellipsoidgelenkes, während der volare den Charakter einer Schraubenfläche besitzt. Ausgehend von der Streckstellung ergeben sich demnach zwei Arten der Bewegung, die voneinander abhängig und gleichzeitig verlaufen, aber einzeln beschrieben seien.

a) Volar-Beugung. — Sie ist in reiner Form gewissermaßen nur als Einleitung der Gesamtbewegung möglich im dorsalen, ellipsoiden Teil des Gelenkes. Die Achse verläuft, entsprechend dem Krümmungsradius der proximalen Gelenkfläche am Os radiale et intermed., 3,2 cm distal und quer durch die distale Reihe der Handwurzelknochen.

b) Ulnare Seitenverschiebung: Sobald die Sattelflächen im Verlauf der Beugung in Berührung treten, übernehmen sie die Füh-



rung der Bewegung. Der Vorgang läßt sich so darstellen, daß das Os radiale et intermed. in seiner Sattelfläche um die schräg stehende, volare Kante der Radiusgelenkfläche herumkippt. Dadurch kommt der Gelenkspalt auf der dorsalen Seite zu weitem Klaffen. Diese Fortführung der Beugung muß um eine neue Achse erfolgen, und zwar um diejenige, welche der Längslinie des Sattelrückens parallel verläuft. Zu der queren Achse für die »reine Volar-Beugung« liegt sie schräg von proximal-ulnar nach distal-radial. Mit der Schrägstellung der führenden Kante ist nun zwangsmäßig ein Vergleiten des Os radiale et intermed. längs der neuen Achse nach ulnar verbunden. Die Verschiebung beträgt, am Bänderpräparat von Tiger und Löwen gemessen, etwa 6 mm, und wird durch das Speichen-Handwurzel-Innenband gehemmt.

Das Os ulnare vergleitet durch die Übertragung der Verschiebung mit seiner proximalen, schrägen Fläche an dem Proc. styloides der Ulna in derselben Richtung. Im Verlauf der Beugung dreht es sich mit seiner proximalen, stumpfen Kante in der Pfanne, die das volare Ellen-Handwurzelband und die Bandmassen zwischen Elle und Speiche bilden.

In dem Gelenk zwischen dem Os ulnare und dem Os accessorium berühren sich zwei fast ebene Gelenkflächen, die durch den Bandapparat sehr fest aufeinander gepreßt werden. Am Bänderpräparat sind hier nur ganz geringfügige Verschiebungen möglich. Wenn das Os accessorium in der Beugung gegen die Elle umgelegt wird, so dreht es das Os ulnare in dem gleichen Sinne mit und überträgt so den Zug des ulnaren Handbeugers auf die Handwurzel. Das Gelenk zwischen der Ulna und dem Os accessorium kommt erst am Ende der Beugung zum Schließen, in der Streckstellung stehen die zugehörigen Gelenkflächen im rechten Winkel zueinander.

Eigenbewegungen zwischen dem Os radiale et intermed. und Os ulnare sind am Bänderpräparat möglich und stellen sich dar als Vergleiten und Verdrehungen der Knochen gegeneinander in ihren zugewandten Gelenkflächen. Infolge der Stärke der Bänder im Gelenkspalt ist der Betrag sehr gering.

Anhang. — Nach der spiraligen Beschaffenheit der Längslinie des Sattelrückens an der Gelenkfläche des Radius müßten sich die Beugebewegungen noch mit Pronationsbewegungen verknüpfen. Dadurch würde das Gelenk einen dritten Grad von Freiheit bekommen. Einwandfreie Feststellungen ließen sich jedoch hierüber durch die Lockerung der Bänderpräparate nicht erzielen.

B. Distales Handgelenk.

I. Gelenkflächen des distalen Handgelenkes.

(Fig. 7 und 8.)

a) Os radiale et intermedium. — Wie im proximalen Handgelenk, so ist auch im distalen das Os radiale et intermed. durch seine Gelenkflächen gangbestimmend. Da es sich mit allen vier distalen Handwurzelknochen verbindet, wird es zum Träger der Bewegungen. Es kann andererseits vorwegnehmend gesagt werden, daß die vier Handwurzelknochen in einem solchen Gelenk zu einer festen mechanischen Einheit zusammengeschlossen sein müssen, die in sich nur

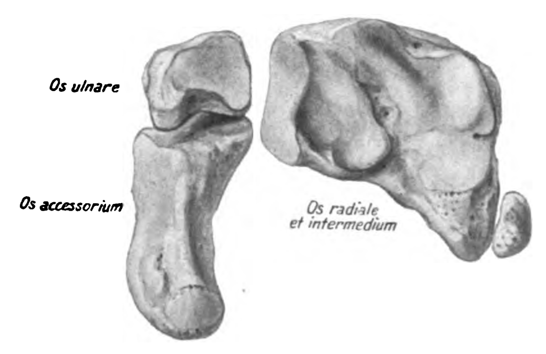


Fig. 7.
Distales Handgelenk des Tigers.
Ansicht der proximalen Handwurzel-Knochenreihe von distal.

sehr wenig beweglich ist. Faßt man nun die vielen Teilflächen des ganzen Gelenkes zu Systemen zusammen, so wird dadurch die Möglichkeit der Bewegungen besonders deutlich hervorgehoben.

Am Os radiale et intermed. trennt eine Bändergrube, die fast genau in der Mitte seiner distalen Fläche liegt, zwei in ihrer Zeichnung ganz voneinander verschiedene Gelenkflächensysteme. Radial von der Grube liegt ein zumeist konvexes Flächensystem, das durch einen Wulst besonders gekennzeichnet ist. Dieser steht von volar-radial schräg nach dorsal-ulnar, in einem Winkel von etwa 45° zur Längsachse der Hand. Er geht nach der radialen Kante des Os radiale et intermed. in zwei angrenzende, ebene Flächen über, von denen die volare für das Os carpale I, die dorsale mitsamt dem Wulst selbst für das Os carpale II bestimmt ist.

Der ulnar von der Bandgrube gelegene Anteil der distalen Fläche am Os radiale et intermed. stellt ein zweites, konkaves Flächen-

system dar, das aus zwei Hohlflächen besteht. Von diesen ist die mehr radial gelegene für das Os carpale III, die andere, schräg ulnarwärts gerichtete, für das Os carpale IV bestimmt. Die erstere ist stark hohl und dabei spiralig gekrümmt, d. h. die Krümmung nimmt volarwärts zu. Die gegen das Os carpale IV gerichtete Fläche ist flacher und in ihrem volaren Teil sattelförmig gebogen.

b) Os ulnare. — Die distale Fläche dieses Knochens ist radialeinwärts gerichtet. Sie steht mit der ulnaren Randfläche des Os radiale et intermed. (für C_4) in einem Winkel, dessen Scheitel in dem breiten Raum zwischen dem letzteren und dem Os ulnare liegt. Beide Flächen bilden eine mechanische Einheit durch ihre Verbindung zu einer großen Hohlfläche, die mit zum konkaven Flächensystem gehört.



Fig. 8.
Distales Handgelenk des Tigers.
Ansicht der distalen Handwurzel-Knochenreihe von proximal.

c) Ossa carpalia (Fig. 8). — Alle vier Knochen sind so fest miteinander verbunden, daß sie mechanisch als ein einziger Gelenkkörper betrachtet werden können. Da ihre Flächen denen am Os radiale et intermed. und am Os ulnare genau entsprechen, so ist an ihnen ein vollständiges Abbild der beschriebenen Systemflächen in umgekehrtem Sinne zu finden.

Dem an der distalen Gelenkfläche des Os radiale et intermed. gelegenen »konvexen Flächensystem«, d. h. dem schrägstehenden Wulst, entspricht eine breite Rinne, die sich über die proximalen Gelenkflächen der Ossa carpalia I und II bis auf die dorsale Seite des Os carpale III erstreckt. In das »Hohlflächensystem« am Os radiale et intermed. greift ein Wulst ein, der gebildet wird von der ganzen, schmalen, in allen Richtungen konvexen Fläche des Os carpale III, sowie von der dorsalen Hälfte der Gelenkfläche des Os carpale IV. Mit der volaren Hälfte und mit der ganzen ulnaren Außenfläche gelenkt letzteres in der großen Hohlfläche, die vom Os radiale et intermed. und dem Os ulnare gemeinsam gebildet wird.

II. Bandverbindungen des distalen Handgelenkes.

a) Volare Bänder (Fig. 9, 10 und 11). Die volaren Bänder des distalen Handgelenkes lassen sich nach zwei Schichten präparieren. Die oberflächliche besteht aus langen Zügen, die von der ersten Handwurzelknochenreihe über die zweite hinweg bis an die Schäfte der Mittelhandknochen ziehen. Es sind sehr dicke und feste Stränge, die zum Teil als Fortsetzungen der Handbeugermuskeln anzusehen sind. Unter sich durch feste Bindegewebsmassen verbunden, bilden sie eine dicke Bänderplatte, an der nach distal die Mm. interossei entspringen. Auch Süppel beschreibt beim Hund diese starke Bandplatte, die er mit »Lig. carpi vol.« bezeichnet. Er sieht von einer Bezeichnung gesonderter Züge ab. Es lassen sich aber beim Löwen und Tiger Einzelzüge aus der Platte trennen. Sie sind als »Ligamenta carpo-metacarpea longa« bezeichnet.

1. Langes, radiales Handwurzel-Mittelhandband (Lig. carpometacarpeum longum radiale [Fig. 9]). Von der Unterfläche des Os radiale et intermed. zieht dieses Band, in das die Sehne des M. flex. carpi rad. einstrahlt, über die distalen Handwurzelknochen hinweg bis zum 2. und 3. Mittelhandknochen. Es überspringt dabei die volaren Flächen des Os carpale I und II, ohne mit ihnen zu verwachsen. In Höhe des Gelenkspaltes zwischen dem Os carpale II und der Basis des 2. Mittelhandknochens teilt es sich in zwei Schenkel, von denen der radial gelegene an die langgestreckte Rauhigkeit des 2. Mittelhandknochens, der ulnare an die des 3. zieht.

2. Langes Handwurzel-Mittelhand-Binnenband (Lig. carpo-metacarp. intermedium longum [Fig. 9]). Dieses Band entspringt am Fuße des Os accessorium und geht über die volare Kante des Os carpale III hinweg zur Rauhigkeit des 4. Mittelhandknochens. Es verwächst in seinem Verlauf mit Os carpale III und IV.

3. Lange, ulnare Handwurzel-Mittelhandbänder (Ligg. carpometacarpea ulnaria longa [Fig. 9]). Vom volaren Köpfchen des Os accessorium entspringen distalwärts zwei dicke Bandstränge, welche die Fortsetzungen der Sehne des M. flexor carpi uln. bilden. Das randwärts gelegene von ihnen geht direkt zur Tuberositas ossis metacarp. V., das innere, radial vom vorigen, strahlt ein in das Lig. carpo-metacarp. intermed. longum, und zieht mit diesem an den Schaft des 4. Mittelhandknochens. Süppel beschreibt beim Hund das äußere unter den Seitenbändern. Die beiden gehören funktionell aber zusammen und bilden eine Bändereinheit, durch welche der am Os

accessorium angreifende Zug des ulnaren Handbeugers auf die Mittelhand übertragen wird. Sie hemmen ferner die Dorsalflexion des 4. und 5. Mittelhandknochens.

4. Kurzes, radiales Handwurzel-Mittelhandband (Lig. carpometacarp. rad. breve. [Fig. 9]). Zu der Gruppe dieser langen Handwurzel-Mittelhandbänder gehören noch kürzere Bandzüge, die am Sesambein des Os radiale et intermed. entspringen. Fasern des als Lig. collat. rad. bezeichneten Bandes gehen in diese über. Sie befestigen sich an der radialen Seite der Basis des 1. Mittelhandknochens.

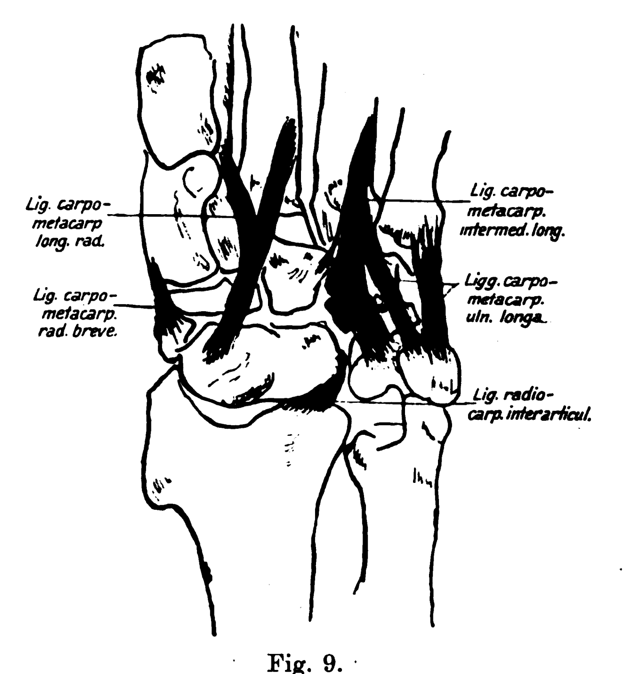


Fig. 9.
Lange, volare Handwurzel-Mittelhandbänder; oberflächliche Schicht (Tiger).

Alle diese Bänder verbinden nicht nur die proximale Reihe der Handwurzelknochen mit der distalen, sondern beide Reihen mit der Mittelhand. Sie übertragen den Zug der Beuger bis auf die Mittelhand und sichern alle Handgelenke gegen die Dorsalflexion.

Nach ihrer Entfernung treten in einer tieferen Schicht die engeren Verbindungen des proximalen Handgelenkes mit dem distalen hervor. Sie sind kurze, kräftige Bänder, die vom Os accessorium, sowie vom Os radiale et intermed. ausgehen.

Tiefe, volare Zwischen-Handgelenkbänder (Ligg. intercarp. vol. profunda [Fig. 10]). Vom Os accessorium erstrecken sich Züge auf

die Ossa carpalia III und IV. Diese senken sich auch in den weiten Gelenkspalt zwischen beiden Knochen und bewirken so als Ligamenta interossea einen festen Zusammenhalt der beiden. Das Os accescorium ist auf diese Weise mit der distalen Handwurzelknochenreihe sehr fest verbunden.

Vom Os radiale et intermed. erstrecken sich Fasern zum Os carpale I und Os carpale III, die voneinander gut trennbar sind.

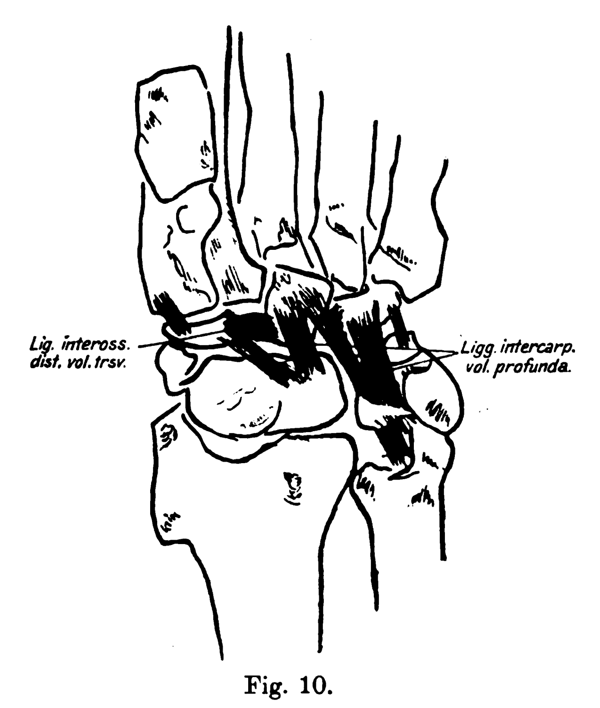


Fig. 10.

Tiefe, volare Zwischen-Handgelenkbänder (Tiger).

Zwischen beiden Knochen gehen Fasern in die Tiefe zum Os carpale II, das nicht ganz nach volar hindurchragt (Fig. 10).

Vom Os ulnare gehen nur stärkere Kapselteile zum Os carpale IV, die schon mehr an der Handkante liegen (Fig. 10).

Diese kurzen Bänder verhindern ebenfalls die Dorsalflexion in dem distalen Handwurzelgelenk. Sie verlaufen alle mehr oder weniger schräg von ulnar nach radial-distal. Sie gestatten aber Verschiebungen der beiden Reihen gegeneinander und gehen bei solchen Bewegungen in eine gerade, der Längsachse der Hand mehr parallele Richtung über.

b) Dorsale Zwischen-Handgelenkbänder (Ligg. intercarp. dorsalia [Fig. 11]). Auf dem Handrücken besteht die Verbindung der ersten Reihe mit der zweiten nur aus zwei, allerdings breiten und dicken Bändern, von denen das eine, vom Os ulnare ausgehend, schräg distal zum Os carpale IV, das andere vom Os radiale et intermed. ebenfalls schräg von radial nach distal zum Os carpale IV zieht. Die übrigen Ossa carpalia (I, II, III) sind mit dem Os radiale et intermed. nicht durch selbständige Bänder, sondern nur durch eine dünne Kapsel verbunden.

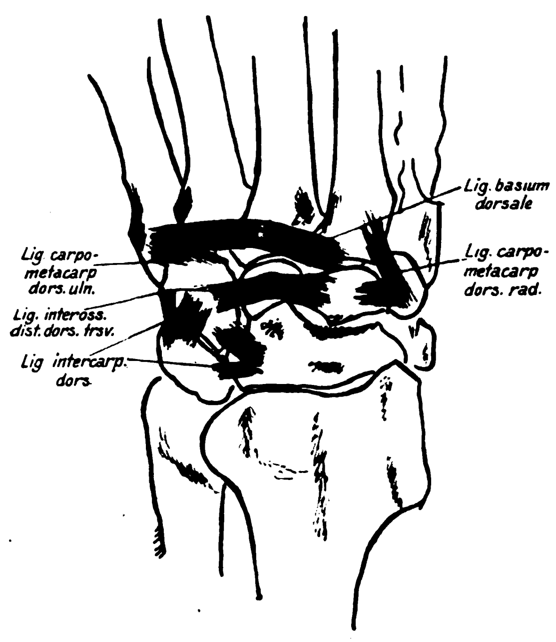


Fig. 11.
Dorsale Bänder des distalen Handgelenkes und Handwurzel-Mittelhandgelenkes (Tiger).

c) Eigenverbindungen. In der Handfläche bestehen starke Verbindungen zwischen den Ossa carpalia III und IV, die mit den Zügen vom Os accessorium zum Os carpale III in der Tiefe sich verbinden. (Nicht gezeichnet.) Ferner ist das Os carpale III mit dem Os carpale I sehr stark verbunden durch ein kurzes, quer verlaufendes Band. Dieses zieht über die volare Seite des Os carpale II hinweg (Lig. inteross. dist. vol. trsv. [Fig. 10]).

Auf dem Handrücken ist ein langes Band zu finden, das alle Ossa carpalia untereinander verbindet und nur auf der dorsalen Seite des Os carpale II unterbrochen ist (Lig. inteross. dist. dors. trsv. [Fig. 11]).

III. Bewegungen im distalen Handgelenk.

Auch in diesem Gelenk ist die Dorsalflexion ausgeschaltet durch die Anordnung und Stärke der Bänder an der volaren Seite. Desgleichen fehlen die Randbewegungen im Sinne der ulnaren und radialen Abduktion. Dafür kommen wohl charakterisierte, neue Bewegungen zustande, für deren Richtung die Grundlagen in erster Linie im Knochensystem, sodann in der Führung durch die Bänder zu finden sind.

a) Schräge Verschiebungen. Die oben beschriebenen Systeme sind gewissermaßen »Flächen in Flächen«. Zeichnet man sich ihre Längslinien auf, so findet man, daß diese einander parallel laufen und zwar von volar-radial nach dorsal-ulnar. Es haben also die gleiche Richtung einerseits zwei Wölbungen, andererseits zwei Rinnen. Die erste Wölbung ist der Wulst auf der distalen Fläche des Os radiale et intermed., der zweite wird gebildet von der ganzen proximalen Fläche des Os carpale IV. Von den Rinnen verläuft die eine, wie oben erwähnt, über die proximalen Flächen der Ossa carpalia IV—II, die andere liegt am Os radiale et intermed. und setzt sich zusammen aus der konkaven Fläche für das Os carpale III und dem dorsalen Teil der schräg ulnarwärts gerichteten Fläche für das Os carpale IV. Der Gelenkkörper, der so entsteht, ist nach R. Fick ein »(Parallel-) Verschiebungskörper«; die Flächen eines solchen Körpers bezeichnet er als »Schlittenflächen«. Es ist klar, daß in einem solchen Gelenk Verschiebungen stattfinden in der Richtung der schräg von radialvolar nach ulnar-dorsal verlaufenden Längslinien der »Flächensysteme«.

b) Volarflexion. Die Verschiebungen sind ihrerseits verknüpft mit gleichzeitigen Drehungen, die im Hohlflächensystem vor sich gehen. Dafür ist gangbestimmend in erster Linie das Os carpale III durch seine konvexe Fläche, die sich in einer ihr kongruenten des Os radiale et intermed. dreht. Sodann ist für die Drehbewegungen wichtig die Gelenkpfanne für das Os carpale IV, welche vom Os radiale et intermed. und dem Os ulnare gemeinsam gebildet wird (s. oben unter Os ulnare). Hier finden sich außer Drehungen noch ulnare Seitenverschiebungen längs der schrägen Fläche am Os ulnare.

Durch die Drehung muß eine Entfernung der »reinen« Verschiebeflächen voneinander zustande kommen, was sich in dem weiten Klaffen des Gelenkspaltes äußert. Besonders deutlich ist die Art und Folge der beiden Bewegungsarten erkennbar beim Übergang des ganzen Gelenkes aus der Volarbeugung in die Streckstellung.

Dann stellt sich der Vorgang so dar, daß die Drehung zur Dorsalflexion früher endigt und nach ihr eine »Schlußverschiebung« eintritt. Auf diese Weise wird eine Art von Bremswirkung auf die Dorsalflexion erreicht.

C. Handwurzel-Mittelhandgelenk.

I. Gelenkflächen des Handwurzel-Mittelhandgelenkes.

(Fig. 12 und 13.)

a) Distale Flächen der Handwurzelknochen. Die vier distalen Handwurzelknochen gelenken mit den fünf Mittelhandknochen in Flächen, die sehr wechselnde Formen zeigen. Ihre Richtung ist im wesentlichen die distale.

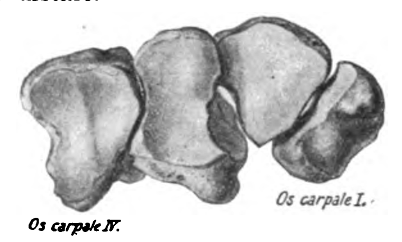


Fig. 12.
Handwurzel-Mittelhandgelenk des Tigers.
Ansicht der distalen Handwurzel-Knochenreihe von distal.

Das Os carpale I besitzt zwei Flächen für die Mittelhand, von denen eine sattelförmige für den 1. Strahl nach distal-radial-volar gerichtet ist. Die andere wendet sich nach ulnar-dorsal gegen die radiale Kante der Basis des 2. Strahles.

Das Os carpale II verbindet sich in einer breiten, dreieckigen Fläche nur mit dem 2. Mittelhandknochen.

Das Os carpale III hat eine distale, etwas hohle Fläche für das Metakarpale III, sowie an seiner ulnaren Seite eine leicht konvexe für eine entsprechende am Metakarpale II, die sich volarwärts verbreitert.

Das Os carpale III verbindet sich nicht mit dem 4. Strahl, da sich die ulnare Basiskante des 2. Mittelhandknochens dazwischen schiebt.

Das Os carpale IV nimmt die Basisenden des 4. und 5. Strahles in einer gleichmäßig gekrümmten Fläche auf, die durch eine dorsovolare Leiste in zwei Teile geteilt ist. Nach radial-volar wird die ganze Fläche leicht sattelförmig für die radiale Kante vom 3. Mittelhandknochen. Die Richtung der Gesamtfläche zeigt schräg nach ulnar-auswärts.

Die proximalen Basisflächen der Mittelhandknochen (Fig. 13) sind denen der Ossa carpalia sehr gleichförmig. Ausgeprägte Sattelform besitzt diejenige des ersten. Die Fläche des 2. Mittelhandknochens ist dreieckig und leicht sattelförmig, die des 3. im dorsalen Teil ebenso, im volaren aber konkav.

Die Basisenden des 4. und 5. Mittelhandknochens bilden zusammen einen Ellipsoidkörper mit sehr gleichmäßig gekrümmten Flächen. Der Krümmungsradius beträgt in dorso-volarer Richtung 14 mm.

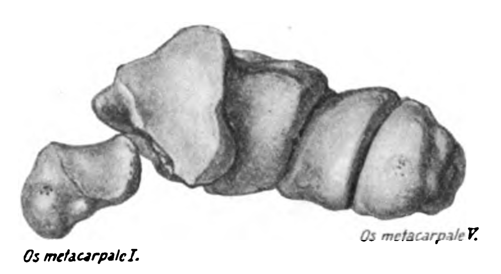


Fig. 13.
Handwurzel-Mittelhandgelenk des Tigers.
Ansicht der proximalen Basisflächen der Mittelhandknochen.

Die ulnaren Basisränder des 2. und 3. Mittelhandknochens gelenken noch selbständig mit je einem distalen Karpalknochen, und zwar so, daß der ulnare Rand des 2. Mittelhandknochens an eine radiale Seitenfläche des Os carpale III, derjenige des 3. an das Os carpale IV anstößt. So kommt es, daß der ulnare Rand des 2. Mittelhandknochens um die radiale Basiskante des 3. etwas herumgreift; noch stärker umgreift der ulnare Basisrand des 3. den radialen des 4. Dadurch ragt der 2. Mittelhandknochen weiter in die distale Handwurzelknochenreihe hinein, ebenso der 3. weiter als der 4. Der Gelenkspalt wird so auf der Handrückenseite zweimal scharf treppenförmig geknickt (vgl. Fig. 1) und das Gelenk gegen seitliche Verschiebungen fest gesichert.

II. Bänder des Handwurzel-Mittelhandgelenkes.
(Fig. 11 und 14.)

a) Volare Bänder (Ligg. carpo-metacarp. volaria). Die stärksten dieser Bänder sind bereits als »lange, volare Handwurzel-Mittelhandbänder« erwähnt worden (Fig. 9). Nach ihrer Entfernung kommen noch zwei besondere zum Vorschein, von denen das eine vom Os carpale IV zur Basis des 5. Strahles zieht; das andere ver-

bindet das Os carpale I mit der Basis des ersten (Lig. carpo-metacarp. vol. ulnare und Lig. carpo. metacarp. vol. radiale [Fig. 14]).

b) Dorsale Bänder (Ligg. carpo-metacarp. dorsalia [Fig. 11]). Auf der Handrückenseite bestehen starke Kapselverbindungen von sämtlichen distalen Handwurzelknochen zu allen Mittelhandknochen. Es lassen sich außerdem noch zwei besondere Züge deutlich darstellen. Von diesen zieht der eine vom Os carpale I zur Basis des 2. Mittel-

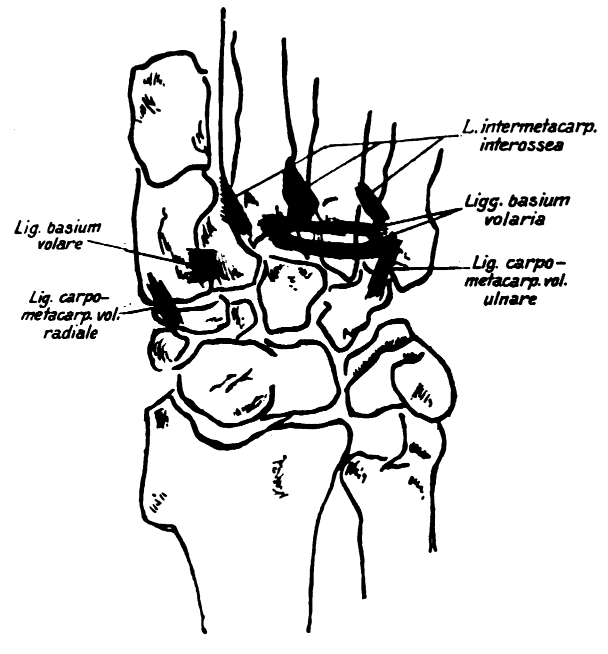


Fig. 14.
Volare Handwurzel-Mittelhandbänder und Zwischen-Mittelhandbänder (Tiger).

handknochens (Lig. carpo-metacarp. dors. radiale); der andere erstreckt sich vom Os carpale IV zur Basis des fünften (Lig. carpometacarp. dors. ulnare [Fig. 11]).

III. Bewegungen in den Handwurzel-Mittelhandgelenken.

Das Grundgelenk des ersten Strahles als ausgesprochenes Sattelgelenk gestattet Ab- und Adduktion, sowie Volar- und Dorsalflexion. Durch die Richtung der Carpalfläche schräg nach distal-volar wird der Verkehrsraum nach dorsal stark beschränkt; auch das Lig. carpometacarp. vol. radiale wirkt in dieser Richtung hemmend. Die Ab-

duktion des ersten Strahles wird eingeengt durch ein kurzes, breites Querband zwischen dem 1. und 2. Mittelhandknochen.

In den Grundgelenken des 2. und 3. Strahles sind ebenfalls geringe Sattelbewegungen möglich. Ferner sind Drehungen vorhanden, welche sich durch die Anordnung des volaren Bandapparates auf Volarbeugung und Streckung bis zur »Streckstellung« beschränken. Im 3. Grundgelenk sind sie deutlich vorhanden, im 2. aber werden sie zu Kippbewegungen, denn die betreffenden Flächen sind fast eben und gleichen Dreiecken mit volarwärts gerichteten Spitzen, die bei der Beugung aneinander gepreßt werden und das Gelenk dorsal zum Klaffen bringen.

Die Grundgelenke des 4. und 5. Strahles bilden eine mechanische Einheit. Die hier möglichen Bewegungen sind reine Drehungen eines Ellipsoidkörpers in der ihm sehr gleichförmigen Gelenkpfanne des Os carpale IV. Die Drehungsachse geht parallel der Gelenkflächenachse schräg von ulnar nach radial-distal durch die beiden Metakarpalien, so daß sie mit der Längsachse der Hand einen nach ulnar offenen Winkel von etwa 70° bildet. Demgemäß liegen die Bewegungen dieser beiden Strahlen in einer Ebene, die im Winkel von etwa 20° zur »sagittalen Beugungsebene« der Hand liegt.

D. Zwischen-Mittelhandgelenke.

I. Gelenkflächen.

Im Vergleich mit den menschlichen haben diese Gelenke beim Tiger und Löwen größere Bedeutung. Sie besitzen einerseits einen höheren Grad von Eigenbeweglichkeit, andererseits sind ihre Bewegungen mit denen im Handwurzel-Mittelhandgelenk zwangsläufig verbunden.

Der erste Strahl ist auch hier von einer Verbindung mit seinem Nachbarn ausgeschlossen.

Das Gelenk zwischen den zugewandten, seitlichen Basisflächen des 2. und 3. Strahles ist in zwei Teile geteilt. Mehr dorsal liegt an der ulnaren Basisseite des 2. Mittelhandknochens eine tiefe, nierenförmige Pfanne, in welche der zu einem Köpfchen umgeformte radiale Basisrand des 3. Mittelhandknochens eingreift. — Die volare Fläche ist kommaförmig und biegt aus der ulnaren Richtung in eine schräg distale um, wodurch sie, wie oben schon angedeutet ist, die Basis des 3. Mittelhandknochens umgreift. Auch dorsal deckt die Basis

des 2. Mittellhandknochens die des 3. etwas dachziegelförmig (Fig. 1 und 2).

Die Fläche an der ulnaren Basisseite des 3. Mittelhandknochens ist einfach und bandförmig; sie ist weniger schräg nach distal gerichtet und umgreift die entsprechende, radiale Seitenfläche des 4. Mittelhandknochens nur auf der dorsalen Seite.

Der 4. und 5. Strahl sind in fast ebenen Flächen miteinander verbunden. Hier greift außerdem eine scharf vorspringende, kleine Leiste am distalen Rande der ulnaren Basisfläche des 4. Mittelhandknochens in eine Vertiefung am Schaft des 5. ein, wodurch eine Verzahnung der beiden Knochen entsteht.

Die Gelenkspalten öffnen sich auf dem Handrücken sowohl wie in der Hohlhand nach ulnar. Sie sind also in dorso-volarer Richtung den Flächen entsprechend gekrümmt (Fig. 1 und 2).

II. Bandverbindungen.

Die Bänder der Zwischen-Mittelhandgelenke sind sehr kräftig.

Auf dem Handrücken überzieht ein durchgehendes, queres Band die Basisenden des 2.—5. Mittelhandknochens, das mit allen verwachsen ist (Lig. basium dorsale [Fig. 11]).

Auf der Volarseite sind zwei starke Stränge unter der »Bandplatte« zu finden, die von der Basis des 3. Mittelhandknochens über die 4. hinweg zur 5. ziehen. Diese beiden laufen einander annähernd parallel und liegen im Gelenkraum, sind ganz von Synovia umgeben. Sie finden sich gleicherweise bei Tiger, Löwe und Hund. Zwischen dem 1. und 2. Strahl ist ein besonderes, breites Band ausgespannt (Lig. basium volaria [Fig. 14]).

In den Winkeln, welche die Strahlen miteinander bilden, liegen kurze, sehr dicke Bandmassen, die schräg von ulnar nach radial-distal verlaufen. Eine solche Verbindung fehlt nur zwischen dem 1. und 2. Strahl. Sie entsprechen denen, die R. Fick beim Menschen als »Ligg. intermetacarp. inteross.« bezeichnet und sind als solche benannt (Fig 14).

Die Bänder halten den festen Schluß der Zwischen-Mittelhandgelenke aufrecht. Sie begrenzen jedoch die Eigenbewegungen der Gelenke nicht wesentlich, da die quer gerichteten proximal vom Drehpunkt ausgespannt sind, die schrägen annähernd in der Richtung der Gelenkachsen verlaufen. Letztere begrenzen hauptsächlich die Spreizung der Strahlen.

III. Bewegungen.

Die Prüfung am Bänderpräparat ergibt deutlich zwei Arten von Bewegungsmöglichkeiten: Dorsal-volarflexorische Drehungen, die um die Achsen der Handwurzel-Mittelhandgelenke erfolgen, und Spreizungen der Strahlen (den 1. ausgenommen). Es zeigt sich deutlich, daß die Drehungen des 2. und 3. Strahles miteinander verknüpft sind dadurch, daß der 2. den 3. dorsal und volar an der Basis umgreift. So nimmt der eine den anderen bei der Bewegung mit. Die Volarflexion des 3. Strahles überträgt sich durch das Übergreifen seiner Basis über die 4. auf diese, welche ihrerseits die Bewegung infolge der »Verzahnung« dem 5. Strahl mitteilt.

Jede Drehbewegung aber führt durch die Schrägstellung aller zugewandten, seitlichen Basisflächen zu einem Vergleiten der Basisenden aneinander in ulnarer Richtung. Dadurch kommen Ab- und Adduktionsbewegungen der Strahlen gegeneinander zustande, und zwar tritt die Abduktion, d. h. die Spreizung, ein bei den Streckungen, während die Strahlen in der Beugung sich nähern, zusammengelegt werden.

Zusammenfassende Übersicht über die Bewegungen.

Das proximale Handgelenk von Tiger, Löwe und Hund ist ein Schraubengelenk. In ihm sind Beugung und Streckung bis zur »Streckstellung« mit gleichzeitiger Parallelverschiebung längs einer schrägen Achse, die von proximal-ulnar nach distal-radial die distale Handwurzelknochenreihe durchsetzt, vorhanden. Durch die Anordnung des Bandapparates sind ulnare und radiale Abduktion sowie Dorsalflexionen über die »Streckstellung« ausgeschaltet.

Im distalen Handgelenk bewegt sich die distale Handwurzelknochenreihe als einheitlicher Gelenkkörper. Mit den Drehungen um eine quere Drehungsachse kommen beim Übergang in die »Streckstellung« Schlußverschiebungen der gesamten Knochenreihe nach ulnar zustande, deren Gang durch besondere »Schlittenflächen« (R. Fick) bestimmt wird.

In den Handwurzel-Mittelhandgelenken sind die einzelnen Strahlen drehbar im Sinne der Beugung und Streckung. Durch Schrägstellung der Flächen in den Zwischen-Mittelhandgelenken sind die Drehungen mit Spreizung und Annäherung der Strahlen verbunden.

Schriftenverzeichnis.

1. Ellenberger u. Baum, Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
2. Fick, R., Handbuch der Gelenke, Teil I—III. Jena 1904.
3. Gegenbaur, Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.
4. Köhler, A., Untersuchungen über die Phalangenbänder der Haustiere. Diss. Bern 1902.
5. Martin, Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd. 3, 1919.
6. Parsons, The joints of mammals compared with those of man. The Journ. of Anat. and Physiol, Vol. 34, 1900.
7. Suppel, Bänder des Schulter-, Ellbogen- und Karpalgelenkes des Hundes. Diss. Dresden 1912.
8. Virchow, H., Das Verhalten des Navikulare bei Flexionsbewegungen der Hand. Med. Klinik Nr. 24, 1911.

(Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Berlin.
Vorstand: Geh.-Rat Prof. Dr. R. Fick.)

Über die Entwicklung, den Bau und die Mechanik des Kieferapparates des Dornhais (Acanthias vulgaris).

Von

Graf Haller.

Mit 21 Textfiguren.

(Eingegangen am 10. Dezember 1925.)

Im folgenden gebe ich eine Darstellung des Kieferapparates des Dornhaies. Es werden vergleichend-anatomische, entwicklungsgeschichtliche Betrachtungen und Fragen aus der Gelenkmechanik miteinander verknüpft. Ich hoffe, daß diese Art der Darstellung erneut beweist, in wie inniger Abhängigkeit die einzelnen Gebiete der Anatomie zueinander stehen. Für mich, der ich »vergleichend-anatomisch« eingestellt bin, ist es eine Befriedigung, dankbar feststellen zu können, wie nachhaltig die Richtung meines hochverehrten Lehrers und Chefs, Herrn Geheimrat Prof. Dr. R. Fick, dem ich als Zeichen meiner Verehrung diesen bescheidenen Beitrag in seiner Festschrift zu widmen die Ehre habe, auf mich gewirkt hat.

Zuerst wird einiges über die Entwicklung der Kiefer mitgeteilt, sodann werden die Skeletstücke, Gelenke und Muskeln beschrieben, die Mechanik der Kieferbewegung dargestellt, und endlich ein Überblick von höherem Standpunkt aus gegeben.

Es ließ sich nicht vermeiden, manche Einzelheiten genauer zu beschreiben, als es die Wichtigkeit des Gegenstandes vielleicht erfordert; ich konnte das leider nicht umgehen, da ich fürchtete, sonst unverständlich zu bleiben.



I. Teil. Über die primitive Verbindung des Kieferbogens mit dem Schädel.

Das Skelet eines typischen Kiemenbogens der Selachier setzt sich bekanntlich jederseits aus vier Stücken zusammen, die mit Pharyngobranchiale, Epibranchiale, Ceratobranchiale und Hypobranchiale bezeichnet werden. Das erstgenannte Stück liegt am weitesten dorsal, dicht unter der Wirbelsäule, das letztgenannte am weitesten ventral (siehe Fig. 1). Die beiderseitigen Hypobranchialia assen zwischen sich ein unpaares Skeletstück, die Copula. Die eigent-

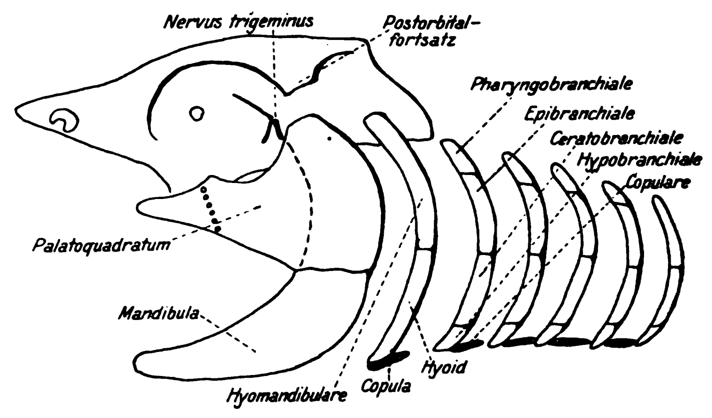


Fig. 1.

Schematische Darstellung des Kopfskelets eines Selachiers. In Anlehnung an eine Figur von GEGENBAUR. Der links von der gestrichelten Linie befindliche Teil des Palatoquadratums ist nach GEGENBAUR »Neubildung«, der Teil links von der Kreischenlinie nach SEWERETZOFF »Neubildung«.

liche oder Hauptstütze der Kiemenbogen bilden Epi- und Ceratobranchiale, man kann sie daher auch als Hauptstücke, die andern als Nebenstücke bezeichnen.

Zungenbeinbogen und Kieferbogen weisen bekanntlich eine geringere Anzahl von Skeletstücken auf, und zwar das Zungenbein jederseits zwei, ein oberes oder dorsales (siehe Fig. 1), das Hyomandibulare, und ein unteres oder ventrales, das Hyoid. Die beiden Hyoidstücke sind ventral durch die Copula verbunden. Der Kieferbogen besteht aus zwei Stücken jederseits, einem oberen, dem Palatoquadratum, und einem unteren, der Mandibula, eine Copula fehlt.

Faßt man die Kiemenbogen gegenüber dem Zungenbein und Kieferbogen als primitiv auf, so erhebt sich die Frage, wie lassen sich die Skeletstücke der beiden vorderen Bogen auf die der hinteren zurückführen. SEWERETZOFF hat diese alte Frage jüngst erneut aufgeworfen

Anat. Anzeiger, Bd. 56, 1923, Nr. 17) und kommt zu dem Ergebnis, »daß der Hypoidbogen der Elasmobranchier aus den für einen typischen Kiemenbogen charakteristischen Teilen, nämlich einem Pharyngobranchiale, einem Epibranchiale (Hyomandibulare), einem Keratohyale (Hyoideum) und einem Hypohyale bestand; der jetzige Zustand dieses Bogens hat sich infolge der Reduktion des Pharyngobranchiale und Hypohyale ausgebildet.«

Er stützt seine Behauptung auf die Tatsache, daß man wiederholt (LUTHER, B. DEAN, WOSKOBOYNIKOFF und SCHAUINSLAND) am oberen und hinteren Ende des Hyomandibulare bei einer ganzen Reihe von Formen Skeletstücke gefunden hat, die er als rudimentäre Pharyngohyalia deutet, und die auch schon früher als solche angesprochen wurden. Aber auch Skeletstücke, die als Hypohyalia anzusprechen wären, sind gefunden worden. Somit ist nach SEWERETZOFF die Ableitung des Zungenbeinbogens von einem typischen Kiemenbogen gelungen.

Nicht ganz so einfach liegen die Verhältnisse bei dem Kieferbogen. Hier stehen sich zwei Ansichten gegenüber: die eine von GEGENBAUR vertreten, besagt, daß der jetzige Zustand des Kieferbogens der Haie ein primärer sei, d. h. »daß wir«, wie SEWERETZOFF ausführt, »nach dieser Ansicht im Palatoquadratum die noch nicht differenzierten Pharyngo- und Epielemente, in der Cartilago Meckeli die Kerato- und Hypoelemente eines typischen Viszeralbogens vor uns haben«. Die Elemente haben sich nach dieser Ansicht von GEGENBAUR noch nicht voneinander gesondert. »Von der anderen Seite wird«, wie SEWERETZOFF ausführt, »angenommen, daß der Mandibularbogen der Ahnen der rezenten Fische ganz ebenso gegliedert war, wie der Hyoidbogen und die typischen Kiemenbogen, und aus einem Pharyngomandibulare, einem Epimandibulare, einem Keratomandibulare und einem Hypomandibulare bestand.« Der jetzige Zustand wäre danach durch Reduktion des Pharyngo- und Hypomandibulare entstanden. Dieser Ansicht schließt sich SEWERETZOFF an. Er stützt sich hierbei auf die Tatsache, daß zunächst ein kleiner Knorpel, der als Hypomandibulare zu deuten ist, bei Hexanchus gefunden wurde; der MECKELsche Knorpel wäre damit als Ceratomandibulare zu deuten. SEWERETZOFF findet sodann, daß der sogenannte Orbitalfortsatz des Palatoquadratums als »Pharyngomandibulare« anzusprechen sei; das Hauptstück des Palatoquadratum wäre damit das »Epimandibulare«. Letztere Angabe fußt auf bedeutsamen entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen; der

Processus orbitalis entwickelt sich nach SEWERETZOFF nämlich genau so wie das Pharyngobranchiale der Kiemenbogen, ferner ist die Lagebeziehung zu den Muskelanlagen hier wie dort die gleiche. Sodann weist SEWERETZOFF darauf hin, daß bei Scaphirhynchus (einem Ganoiden) an Stelle des Processus orbitalis palatoquadrati der Selachier ein selbständiger Knorpel zu finden ist.

SEWERETZOFF faßt seine Ergebnisse wie folgt zusammen:

»wir kommen demnach zum Schluß, daß der Kieferbogen ganz ebenso wie die typischen Kiemenbogen ursprünglich aus vier Elementen, einem Pharyngomandibulare (Processus orbitalis der Selachier, Pharyngomandibularknorpel von Scaphirhynchus), Epimandibulare (Palatoquadratum), Keratomandibulare (Cartilago Meckeli) und Hypomandibulare (Rudiment bei Hexanchus) bestand . . .«

Entspricht der Orbitalfortsatz des Palatoquadratums dem Pharyngobranchiale, so stellt er den obersten Teil des Bogens dar, was vor ihm liegt, der sogenannte Gaumenfortsatz des Palatoquadratums, wäre damit eine Neubildung. Die Verbindung des Orbitalfortsatzes mit dem Schädel wäre damit die primitive Verbindung des Kieferbogens mit dem Schädel. Hiermit ist ein außerordentlich wichtiges Problem, nämlich das der primitiven Verbindung des Kieferbogens, aufgeworfen und von SEWERETZOFF beantwortet.

Bekanntlich ist dieses Problem verschiedentlich bearbeitet worden. GEGENBAUR z. B. (Das Kopfskelet der Selachier usw. Leipzig 1872, S. 187) sieht nicht in der oben genannten Verbindung, sondern in einer weiter hinten gelegenen (fehlt bei Acanthias), bei den Notidaniden vorhandenen, die primitive Verbindung des Kieferbogens mit dem Schädel. »Ich betrachte«, schreibt GEGENBAUR, »diese Verbindung als die ursprüngliche Befestigung des Kieferbogens, da sie den durch die Bezugnahme auf die Nerven gestellten Anforderungen entspricht.« Der die Verbindung vermittelnde Teil des Palatoquadratums ist bei den Notidaniden fortsatzartig verlängert und trägt eine vordere, besonders bei Heptanchus sehr entwickelte Gelenkfläche. »Von da aus zieht der konkave Vorderrand des Knorpels abwärts und beginnt daselbst eine mächtige auf den konkaven Hinterrand sich fortsetzende Leiste, welche bis zur Artikulation mit dem Unterkiefer zu verfolgen ist. Darnach scheidet sich der Oberkieferknorpel in zwei Abschnitte, nach HUXLEY mag der hintere als Quadratum (*Q*), der vordere als Palatinum (*P*) bezeichnet werden.« (Siehe Figurenerklärung zu Fig. 1.)

In der Textfigur (Fig. 1), der die Textfigur 4 von GEGENBAUR zugrunde gelegt ist, sieht man deutlich die Beziehung des Nervus

trigeminus zu der von GEGENBAUR als ursprünglich bezeichneten Verbindung des Quadratums mit dem Postorbitalfortsatz des Schädels, ferner die Grenze zwischen Palatinum und Quadratum. Dem Palatinum entspricht darnach kein Teil des typischen Kiemenskeletes, es ist darnach eine Neubildung.

GEGENBAUR weist ferner darauf hin, daß das Palatinum ein in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht sich später entwickelnder Teil ist, als das Quadratum.

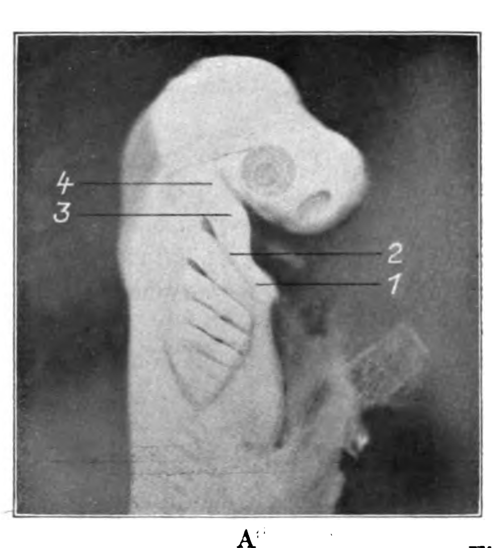
Es stehen sich somit zwei Anschauungen gegenüber, die von GEGENBAUR und die von SEWERETZOFF: entweder ist die Verbindung des Quadratums mit dem Postorbitalfortsatz des Schädels die ursprünglichere oder die des Orbitalfortsatzes des Palatoquadratums mit dem Schädel.

SEWERETZOFF ist sich darüber wohl im klaren, daß seine Verbindung nur insofern ursprünglich genannt werden kann, als sich das dorsalste Stück des Bogens, der Orbitalfortsatz (das Pharyngomandibulare von SEWERETZOFF) mit dem Schädel verbindet; die Anheftungsstelle selbst hat sich verschoben aus dem Bereich des metameren Schädels in der Orbitalgegend. SEWERETZOFF stellt sich diesen Vorgang so vor, daß vielleicht in Anschluß an die embryonale Kopfbeuge der dorsale Anheftungspunkt des Kieferbogens nach mundwärts umgebogen und daher verschoben ist. Die Lagebeziehung zwischen den einzelnen (angenommenen) Skeletstücken des Kieferbogens (das gleiche gilt auch vom Zungenbeinbogen) und die Beziehung zu den Muskelanlagen ist die gleiche geblieben wie bei den Kiemenbogen.

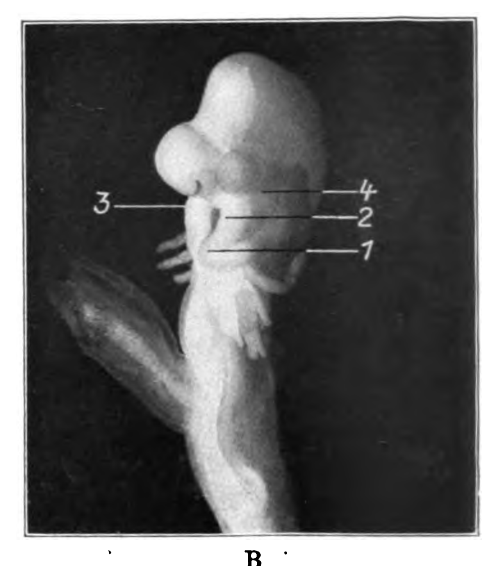
Ich gehe nun zu meinen eigenen Beobachtungen und Erwägungen über. Die vorliegenden Fragen werden so erörtert, daß zuerst die der ursprünglichen Befestigung des Kieferbogens an den Schädel besprochen wird, sodann erst dargestellt wird, ob sich die beiden ersten Bogen auf die typischen Kiemenbogen zurückführen lassen oder nicht. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen stehen im Vordergrund. In einer Abhandlung über die Bildung des Hirnanhanges bei Knorpelfischen (Morph. Jahrb. 53, H. 1) habe ich die Entwicklung der Kiefer teilweise dargestellt, weil sich im Laufe der Untersuchung die erstaunliche Tatsache ergab, daß die formale Entstehung der Hypophyse in grundlegender Beziehung zur Entwicklung der Kiefer steht. Es wurden sowohl für die oben genannte Abhandlung, sowie für die vorliegende, eine große Anzahl von Selachierkeimen geschnitten, Plattenmodelle, Lichtbilder usw. gemacht. Eine Anzahl Abbildungen der genannten Abhandlung wurden hier über-

nommen. Es erwies sich bei der Untersuchung und bei der Durchsicht der Literatur, daß junge Keime bei Haien und Rochen sich sehr ähnlich verhalten. Ich trage daher kein Bedenken auch junge Rochenkeime heranzuziehen.

Bei einem 9 mm langen Rochenkeim, der in der Fig. 2a von der Seite und in Fig. 3 im Durchschnitt dargestellt ist, erweist sich der Kieferbogen als ein Mesodermwulst, der dorsal genau an derjenigen Stelle mit dem Kopf in Verbindung steht, an der der Nervus trigeminus das Gehirn verläßt. Von den dahinter gelegenen Zungenbeinbogen und den Kiemenbogen unterscheidet er sich lediglich dadurch, daß sein vorderer Rand einen nasenwärts gerichteten Wulst trägt, der, wie weiter unten darzustellen ist, als die erste Anlage des »Oberkiefers« anzusprechen ist. In nur wenig jüngeren Stadien ist auch von diesem Wulst nichts zu sehen, dann unterscheidet sich der Bogen überhaupt nicht von den weiter hinten gelegenen.



A



B

Fig. 2.

Seitenansicht zweier Rochenkeime.

A vor Bildung der Oberkieferfortsätze, B nach Bildung derselben. A ist in Fig. 1 im Medianschnitt dargestellt. Wegen der Zahlen 1—4 siehe den Text.

Der Vorderkopf legt sich infolge der Kopfbeuge an den hintersten Teil des Kieferbogens an. Dadurch entsteht hinter dem Auge eine Spalte, die ich in der Abhandlung »Über die Bildung der Hypophyse bei Selachiern« »Kieferaugenspalte« genannt habe,

weil sie zwischen Kieferbogen und Auge gelegen ist. Die Ränder der Spalte verwachsen miteinander; dies ist im vorliegenden Stadium bereits der Fall (Fig. 4). Wir können daher eigentlich nicht mehr von einer »Spalte« reden, sondern nur noch von einer scheitelwärts gerichteten Bucht des Mundes, die vorne vom Vorderkopf, seitlich

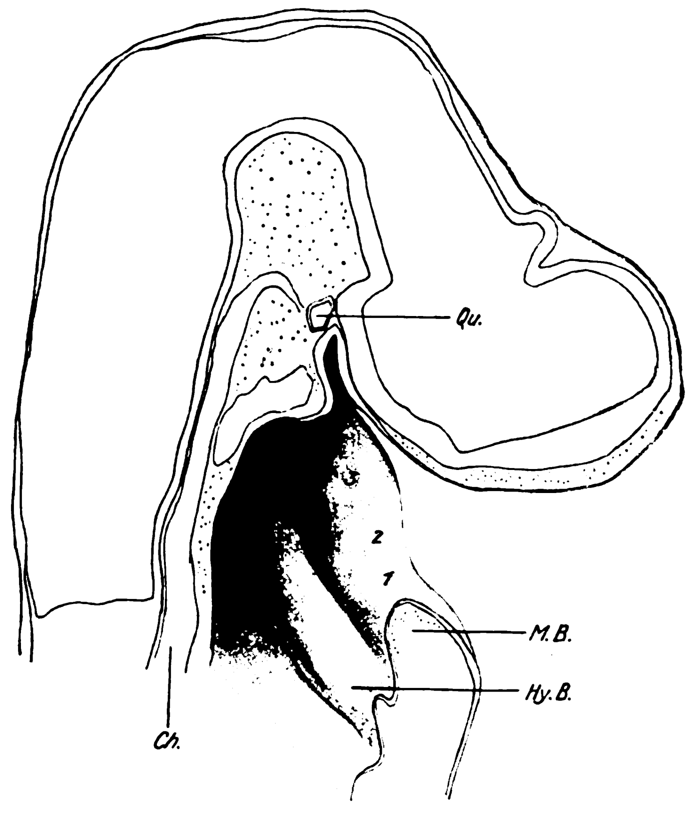


Fig. 3.

Medianschnitt durch den Kopf eines 8 mm langen Keimlings von Raja clavata. Kieferbogen *M.B.* und Zungenbeinbogen *Hy.B.* sind körperlich dargestellt. *Ch.* Chorda dorsalis, *Qu.* Querkanal der Prämandibularhöhlen.

von den Verwachsungszonen begrenzt wird. Diese Bucht stellt die erste Anlage der RATHKEschen Tasche dar (vgl. Graf HALLER »Über die Bildung der Hypophyse bei Selachiern«, Morph. Jahrb. Bd. 53, H. 1). Die »Verwachsungsnaht« ist auf der Fig. 2 A noch deutlich zu sehen (vgl. auch hierzu Fig. 4).

Weder der Kiefer- noch die weiter dahinter gelegenen Bogen stellen geschlossene Ringe dar; sie weisen vielmehr hinten eine Lücke

auf, in die sich chordales Mesoderm einschiebt. Beim Kieferbogen nun verwachsen zwei, nahe dem hinteren Bogenschenkel gelegene Stellen miteinander, wie es die nebenstehende schematische Fig. 5 zeigt (die Verwachsungszone ist gestrichelt). Es entsteht dadurch ein Ring, dem gewissermaßen zwei Hörner aufsitzen, (in der schematischen Figur mit der Marke 4 bezeichnet). Die »Hörner« stellen denjenigen Teil der Kieferbogen dar, der dicht hinter dem Auge gelegen ist (in der Fig. 2A gleichfalls mit der Marke 4 bezeichnet), die Kieferaugenspalte begrenzt und mit dem Vorderkopf verwächst.

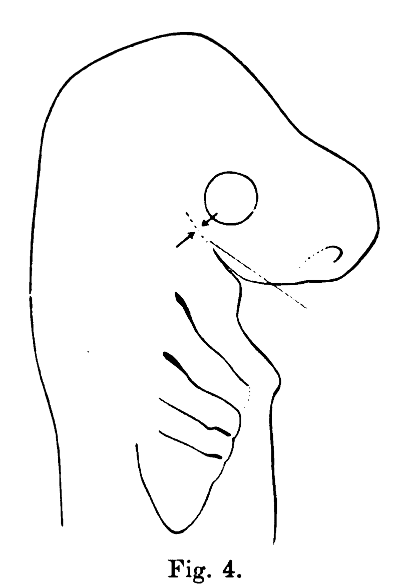


Fig. 4.
Der in Fig 2A dargestellte Rochenkeim in Umrißzeichnung; die verwachsene »Kieferaugenspalte« ist gestrichelt, die Pfeile zeigen an, wie die Spalte sich verschloß.

Die Verbindungsmasse des Kieferringes, von der eben gesprochen wurde, springt als ein Wulst in die Mund-Rachenhöhle vor und begrenzt, wie die Fig. 3 zeigt, die Rathkesche Tasche von hinten und kaudal. Bemerken möchte ich hierbei, daß, wie ich in einer gemeinsam mit einem von Herrn Geheimrat R. Fick mir zugewiesenen japanischen Forscher, Herrn O. Mori aus Tokio, ausgeführten Abhandlung (Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. 76, Festschrift für Graf Spee) dargestellt habe, dieser Wulst sich auch bei Säugetieren in gleicher Weise wie bei Selachiern anlegt.

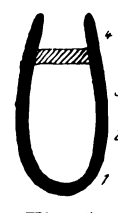


Fig. 5.
Schema.
Erklärung siehe Text.

Am Kieferbogen des hier vorliegenden Keimes kann man jederseits vier Stücke unterscheiden, die in der Fig. 2A von ventral nach dorsal mit den Marken 1—4 bezeichnet sind; ich habe sie in der genannten Hypophysenarbeit (Selachier!) wie folgt genannt:

1. Unterkieferstück (1),
2. Zwischenstück (2),
3. Oberkieferstück (3),
4. Kieferaugenstück (4).

Auf dem Medianschnitt Fig. 3 ist das Kieferaugenstück natürlich nicht zu sehen, es liegt in Höhe der Rathkeschen Tasche und seitlich von ihr. In oben genannter Arbeit wurde behauptet, daß aus dem Unterkieferstück (1) der Unterkiefer, aus dem Zwischenstück das

Gelenk entsteht, aus dem Oberkieferstück jedoch der Oberkiefer hervorwächst, und daß das Kieferaugenstück (4) sich überhaupt nicht am Aufbau der Kiefer beteiligt. Auf Grund dieser Annahme wurden den Stücken die genannten Namen zugesprochen. Diese Behauptung ist hier nun näher zu begründen.

Betrachten wir zunächst das Kieferaugenstück. Es ist erwähnt, daß dieses mit dem Vorderkopf verwächst und dadurch die Kieferaugenspalte seitlich abgrenzt. Ich kann nicht finden, daß es sich irgendwie am Aufbau der Kiefer beteiligt, vielmehr scheidet es aus dem Verband der Kiefer aus.

Das Oberkieferstück ist, wie Fig. 2 zeigt, leicht nach vorne geneigt, es ist gegen das Unterkieferstück allerdings nur sehr wenig abgeknickt. Das zeigt sich auch daran, daß die Spritzlochspalte mit den Kiemenspalten nicht mehr vollständig parallel verläuft. Seweretzoff hat durchaus recht, wenn er von einer Umbiegung des dorsalen Teiles des Kieferbogens nach vorne spricht, doch überschätzt er die Größe dieser Bewegung und vor allem ihre Bedeutung. Von einer Vorwärtsbewegung des dorsalen Teiles des Kieferbogens im Sinne von Seweretzoff kann schon darum keine Rede sein, weil sich ja der dorsale Teil des Kieferbogens, unser Kieferaugenstück, an den Vorderkopf anlegt, mit ihm verwächst und die Rathkesche Tasche seitlich begrenzt. Der Kieferbogen, von dem Seweretzoff spricht, ist ein Kieferbogen ohne Kieferaugenstück.

Von dem Oberkieferstück wächst der Oberkiefer aktiv hervor; dies kann man an einem etwas älteren Stadium, das in Fig. 2B dargestellt ist, deutlich erkennen. Hier reichen die beiderseitigen neuentstandenen Oberkieferleisten bereits nach vorne bis unter die Nasenöffnung und sind im Begriffe sich vorne miteinander zu verbinden. Das Vorwachsen der Oberkieferleisten täuscht eine erhebliche Knickung des Kieferbogens vor. In vorliegendem in Fig. 2B dargestellten Stadium besitzt nun der Kieferbogen eine neue Befestigung am Kopfe, nämlich dicht hinter dem Auge, genau an der Stelle, an der in der Fig. 2B der von der Marke 4 ausgehende Strich endet. Diese Stelle entspricht dem Postorbitalfortsatz des erwachsenen Tieres. Hier legt sich bei Heptanchus und Hexanchus wie aus der Gegenbaurschen Fig. 1 und 2 der Tafel 10 hervorgeht, der Quadratknorpel an den Schädel an. Diese Verbindung ist damit nicht, wie Gegenbaur annimmt, die ursprüngliche primitive Anheftungsstelle des Kieferbogens an den Schädel, sondern sie ist eine sekundäre. Die primitive Anheftungsstelle ist der Fußpunkt des Kieferaugenstückes. Dieser

Teil scheidet aber, wie wir gesehen haben, aus dem Verband der Kiefer aus und geht damit verloren. Bei Acanthias besitzen wir keine Verbindung des Quadratknorpels mit dem postorbitalen Schädelfortsatz, hier legt sich das Palatoquadratum lediglich mittels seines Orbitalfortsatzes dem Schädel an. Dieses ist somit eine dritte, tertiäre Verbindung des Oberkiefers mit dem Schädel[1].

Sewertzoff nimmt an, daß die Orbitalverbindung des Palatoquadratums mit dem Schädel die ursprüngliche sei, und daß der vor

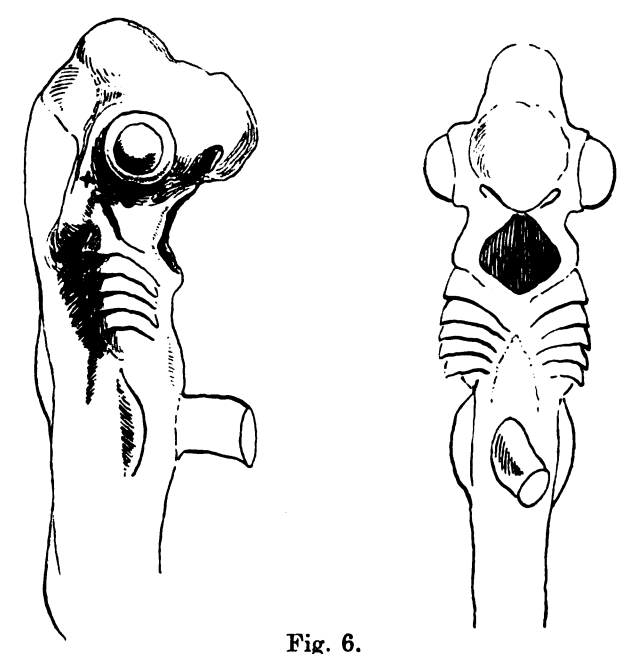


Fig. 6.
20 mm langer Acanthiaskeim von vorn und der Seite; nähere Erklärung siehe im Text.

dem Orbitalfortsatz gelegene Teil durch Neubildung entstanden sei; Gegenbaur sieht in der Postorbitalverbindung die ursprüngliche; wir hingegen haben erkannt, daß die ursprüngliche Verbindung verloren gegangen und beim erwachsenen Tier nicht mehr festzustellen ist.

[1] In der Fig. 6 ist ein 20 mm langer Acanthiaskern von der Seite und von vorn dargestellt. Die ursprüngliche Anheftungsstelle des Kieferbogens, Fußpunkt des Kieferaugenstückes (4), ist mit einem Kreuz, die sekundäre, die Stelle des späteren Postorbitalfortsatzes, mit einem Kreis bezeichnet (vgl. hierzu Fig. 1). Es ist klar, daß die vor dem Kreis gelegene Kieferleiste nicht durch »Umbiegung« entstanden ist, sondern einem Wachstumsvorgang seine Entstehung verdankt.

Sewertzoff betrachtet nicht, wie wir es hier gemacht haben, die Veränderungen an den Kieferbogen selbst, sondern an Teilstücken derselben, nämlich an der Anlage der viszeralen Muskulatur und der Knorpelstücke. Ich habe die bedeutsamen Ausführungen von Sewertzoff zum Teil nachgeprüft und bin zur Meinung gekommen, daß die Muskelanlage des Kiemenbogens so eigentümliche Veränderungen erfährt, daß sie nicht ohne weiteres mit der der dahinter gelegenen Bogen verglichen werden kann. Bin ich mit meinen in dieser Richtung zielenden Arbeiten zu Ende gekommen, so werde ich hierüber berichten.

Auf die vergleichend anatomischen Tatsachen, die Sewertzoff anführt, gehe ich am Ende dieser Studie noch ein.

II. Teil. Kieferskelet und Kiefergelenke des Dornhais.

Einleitung.

Untersuchungen über die Gelenke niederer Klassen der Wirbeltiere sind nicht häufig angestellt worden, trotzdem unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete beim Menschen nicht nur außerordentlich weit gediehen sind, sondern auch in einem grundlegenden Werk, dem von R. Fick übersichtlich zusammengestellt worden sind. Für den vergleichenden Anatomen stellt dies eine außerordentlich empfindliche Lücke dar, die auszufüllen notwendig, aber außerordentlich schwierig ist. Die Schwierigkeit liegt vor allem darin, daß es häufig unmöglich ist, Beobachtungen am Lebenden auszuführen, was beim Menschen selbstverständlich ist. Hierzu kommt noch das Fehlen klinischer Beobachtungen, die beim Menschen so fördernd für die Kenntnis der Gelenkmechanik waren und sind.

Im folgenden wird nun versucht, eine Darstellung der Kiefergelenke vom Dornhai zu geben, eine Darstellung, die — das sei gleich eingangs betont — nicht ausschließlich auf der Betrachtung des anatomischen Präparates beruht, sondern in vielen Punkten sich auf Beobachtungen am Lebenden stützt. Diese Beobachtungen sind zum Teil an frisch gefangenen Tieren an Bord des Stationsschiffes der Biologischen Anstalt in Helgoland, der »Augusta«, teils in dem Aquarium der Biologischen Station angestellt worden.

Der Kieferapparat der Knorpelfische ist darum so bemerkenswert, weil er mit dem Zungenbeinbogen mehr oder weniger zu einer Einheit verknüpft ist. Es sind drei Arten der Verknüpfung zu unterscheiden: Die erste findet sich bei den phylogenetisch alten Haien, bei Hexanchus und Heptanchus. Bei diesen Formen spielt der Zungenbeinbogen für die Mechanik der Kiefer nur eine geringe Rolle.

Dieser Bogen legt sich dem Kieferbogen zwar dicht an, ist aber schmächtig und besitzt keine feste Verbindung mit dem Schädel. Die Verbindung des Kieferbogens mit diesem wird in erster Linie durch einen Fortsatz des Quadratknorpels mit der Postorbitalleiste hergestellt. Bei der zweiten Gruppe, zu der gewöhnlicher Dornhai und Hundshai gehören, ist der Zungenbeinbogen viel mächtiger ausgebildet als bei der ersten Gruppe. Der kraniale Teil des Zungenbeinbogens, das sogenannte Hyomandibulare, ist mit dem Schädel gelenkig verbunden und stützt die Kieferbogen. Die bei der ersten Gruppe erwähnte Verbindung des Quadratknorpels mit der Postorbitalleiste findet sich hier nicht mehr. Sie wird eben ersetzt durch das Hyomandibulare. Aber auch die ventralen Teile des Zungenbeinbogens stehen in Verbindung mit dem Kieferbogen und zwar mit dem Unterkiefer.

In ihrer Bewegung sind Zungenbeinbogen und Kieferbeinbogen aneinander gebunden. Die Mechanik der Kiefer kann nur verstanden werden, wenn die Bewegung beider Bogen und ihre Abhängigkeit voneinander geklärt ist. Bei der dritten Gruppe der Knorpelfische endlich, bei den Rochen, ist das Hyomandibulare vollständig aus dem Verband des Zungenbeinbogens getreten nnd hat nur noch eine Bedeutung durch seine Verbindung mit dem Kieferbogen. Der Zungenbeinbogen besitzt eine doppelte Funktion, erstens steht er in Beziehung zum Kieferbogen, zweitens ist er der Träger der ersten Kieme. Entsprechend dieser doppelten Funktion hat sich dieser Bogen bei den Rochen in zwei voneinander unabhängige Stücke getrennt.

Bei der Betrachtung der Kiefer der Knorpelfische treten neben dem physiologischen Problem eine Fülle von morphologischen Problemen auf, von Problemen, die bereits von C. Gegenbaur aufgeworfen und von späteren Forschern verschieden beantwortet worden sind. Neuerdings sind diese Probleme von Sewertzoff in Angriff genommen worden. Hierzu habe ich mich eingangs geäußert.

A. Skeletstücke.

Der Kieferbogen vom Dornhai besteht bekanntlich aus zwei Stücken, dem Ober- und dem Unterkiefer. Der Oberkieferknorpel besteht aus vier Teilen (Fig. 7, 8), ich nenne sie 1. das Bogenstück, das den Hauptteil des Oberkiefers darstellt, 2. den Orbitalfortsatz, 3. den Muskelfortsatz, 4. den Gelenkfortsatz. Das Bogenstück stellt eine kranial breite, ventral schmale Platte dar, die die Zähne trägt, und zwar finden sich die funktionierenden Zähne an dem ventralen Rand dieser Platte, die jungen, noch nicht benützten Zähne finden

sich an der dem Munde zugekehrten Fläche des Knorpels. Bei Betrachtung von der Mundseite her kann man an dem Bogenstück wiederum

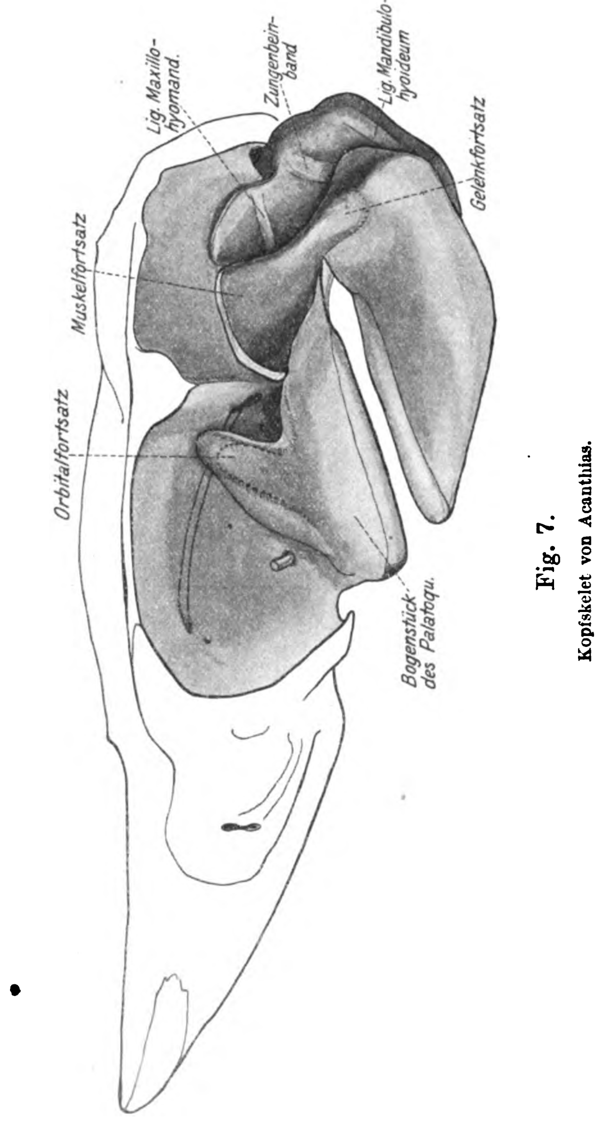


Fig. 7.
Kopfskelet von Acanthias.

zwei Teile unterscheiden, nämlich die zahntragende Leiste und ein basales Stück (s. Fig. 8), das den Orbitalfortsatz des Oberkiefers und den Gaumenteil von Gegenbaur trägt. Die beiderseitigen Bogenstücke sind in der Medianlinie durch mächtige Bandmassen miteinander verbunden.

Der Orbitalfortsatz des Oberkiefers (Fig. 7, 8) stellt eine schlanke, etwas nach hinten gebogene Platte dar, die sich einer entsprechenden, leichten Vertiefung des Schädels anlegt. Die Spitze dieser Platte besteht aus einem eigentümlichen, elastischen Gewebe, das eine gewisse Ähnlichkeit in seinem histologischen Bau mit dem Faserknorpel besitzt. Hierauf wird bei der Besprechung der Gelenke näher eingegangen werden. Die Außenfläche dieses Orbitalfortsatzes ist eben, die Schädelfläche besonders in ihren zwei unteren Dritteln stark gewölbt und durch eine deutliche Furche gegen den Basalteil des Haupt-

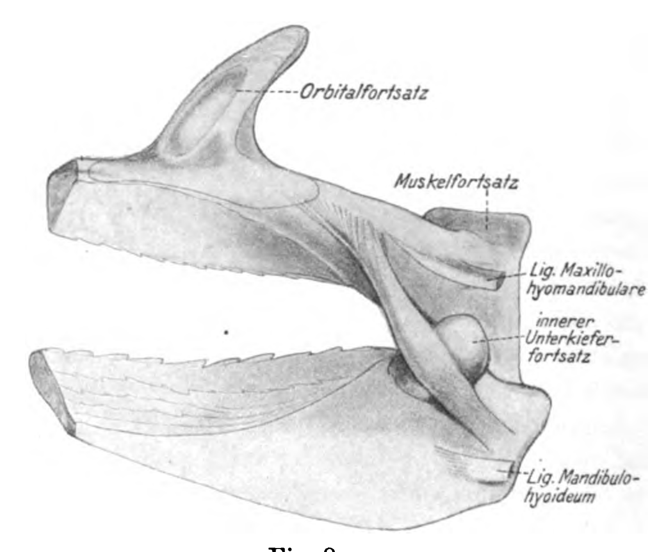


Fig. 8.
Ober- und Unterkiefer von Acanthias von innen gesehen, mit Darstellung der Bänder.

stückes abgesetzt. Diese Furche ist wichtig, wie bei der Besprechung der Mechanik erläutert wird, sie mag daher mit einem besonderen Namen bezeichnet werden: Basalfurche des Orbitalfortsatzes.

Der Orbitalfortsatz ist bei den einzelnen Formen, wie aus der Gegenbaurschen Darstellung hervorgeht, sehr verschieden. Beim Dornhai ist er, wie mir scheint, am größten, beim Hundshai z. B. ist er sehr klein. Niemals ist er aber, wie auf Grund der Darstellung von T. J. Parkers »Biology« angenommen wird, durch ein Band mit dem Schädel verbunden, sondern stets gelenkt er mit dem Schädel. Doch dies Gelenk kann so gebaut sein, daß es ein Band vortäuscht (beim Hundshai). Hierüber weiter unten mehr.

Der Muskelfortsatz des Oberkiefers stellt eine nach der Seite hin konkave, nach dem Schädel zu breite, nach dem Gelenk zu

schmale Platte dar, deren Fläche nicht in der Sagittalebene steht, sondern so geneigt ist, daß der craniale Rand mehr seitlich gelegen ist. Auf der Abb. (Fig. 7) kommt diese Lage der Platte nicht deutlich zum Ausdruck.

Der Gelenkfortsatz stellt einen Zapfen dar, der gewissermaßen aus der Verbindung des Bogenstückes und des Muskelfortsatzes hervorwächst. Von der Seite betrachtet scheint der Gelenkfortsatz die direkte Fortsetzung des Muskelfortsatzes zu sein.

Der Unterkiefer besteht wie der Oberkiefer aus zwei Stücken, die in der Medianlinie durch Bandmassen miteinander verbunden sind. Man kann jederseits an ihm drei Teile unterscheiden, nämlich ein Bogenstück, das dem Bogenstück des Oberkiefers entspricht, die Zähne genau in derselben Weise trägt wie dieser, so daß man an ihm eine Zahnleiste und ein Basalstück unterscheiden kann, und zwei hintere Fortsätze. Diese wachsen aus dem Basalfortsatz hervor. Die beiden Fortsätze erkennt man erst dann deutlich, wenn man den Unterkiefer von der Mundseite aus betrachtet (Fig. 8). Diese beiden Fortsätze weichen von der Richtung des Bogenstückes so ab, daß der äußere etwas nach außen, der innere stark nach innen vorspringt. Zwischen ihnen liegt eine Bucht, die ich die Hyoidbucht nennen will.

Den inneren Fortsatz beschreibt GEGENBAUR recht genau. Er nennt ihn das Sustentaculum des Zungenbeinbogens, weil dieser Fortsatz nach seiner Meinung das Zungenbein trägt. Dies ist irrig, das Zungenbein legt sich nicht an das Sustentaculum an, oder nicht allein an das Sustentaculum, sondern es liegt in der »Hyoidbucht« des Unterkiefers (der Bucht zwischen den Unterkieferfortsätzen), wie wir später sehen werden. Ich bezeichne diesen Fortsatz einfach als den inneren Fortsatz des Unterkiefers. Er stellt eine plumpe, abgerundete Masse vor, wie aus der Fig. 8 hervorgeht.

Der äußere Fortsatz des Unterkiefers liegt mehr in der Richtung des Bogenstückes als der innere Fortsatz. Er stellt gewissermaßen nur die hinterste Fortsetzung dieses Stückes dar. Er reicht viel mehr nach hinten als der innere Fortsatz. In seinem vorderen Teil trägt er den Gelenkfortsatz des Oberkiefers. Er zeigt hier eine deutliche Pfanne, in die die Kugel des Gelenkfortsatzes des Oberkiefers hineinpaßt. Man könnte diesen Fortsatz mit viel mehr Recht als den inneren als ein Sustentaculum bezeichnen, nämlich ein Sustentaculum pro maxilla. Diese Bezeichnung würde aber der Bedeutung des Fortsatzes nicht gerecht werden, denn der Fortsatz trägt nicht allein den Gelenkfortsatz des Oberkiefers, sondern bildet die seitliche Begren-

zung der Hyoidbucht (die Bucht zwischen den beiden Fortsätzen) und tritt damit in eine wichtige Beziehung zum Zungenbeinbogen, wie wir später sehen werden.

Der Zungenbeinbogen besteht bekanntlich aus drei Teilen, dem Hyomandibulare, dem Hyoidstück und der Copula.

Das Hyomandibulare stellt einen gebogenen Knorpelstab dar, wie aus der Fig. 9 hervorgeht, der mit dem Labyrinthteil des Schädels und mit dem Hyoidstück des Zungenbeinbogens verbunden ist. An seiner konvexen Außenfläche besitzt dieser Knorpel eine längsverlaufende

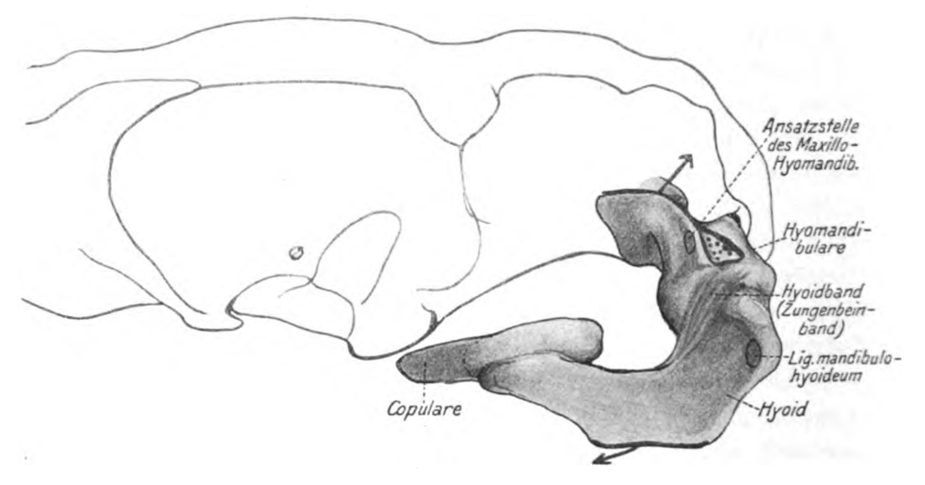


Fig. 9.

Kopfskelet von Acanthias. Der Kieferbogen ist entfernt; zur Darstellung gebracht ist der Zungenbeinbogen. Beziehe Fig. 9 auf Fig. 7. Der obere Pfeil gibt die Faserrichtung des M. lev. hyomand. an. Das Ansatzfeld dieses Muskels ist (soweit sichtbar) umrandet. Der untere Pfeil zeigt die Faserrichtung der tiefen Portion des Constr. superf. an.

Rinne, deren vorderer Rand eine scharfe Kante, die Hyomandibularkante darstellt, während der hintere Rand massig und stark gewölbt ist. Dieser hintere Rand wird von einer gebogenen Knorpelplatte des Labyrinthteiles des Schädels umfaßt (Fig. 9), deren vorderer Rand in die Hyomandibularrinne hineinragt. Der craniale Teil des Hyomandibulare ist abgerundet und paßt in eine ovale Gelenkgrube hinein, die etwas vor und ventral geneigt vor der genannten Knorpelplatte des Schädels liegt. Ja man kann diese Knorpelplatte als den besonders hervorgehobenen hinteren und oberen Pfannenrand oder besser noch als eine knorplige, stark ausgebildete Pfannenlippe bezeichnen. Das nach dem Hyoidstück gerichtete Ende des Hyomandibulars wird bei den Gelenken beschrieben.

Das Hyoidstück stellt eine sichelförmig gebogene Platte dar, die hinten mit dem Hyomandibulare, vorne mit der Copula zusammenhängt. Von außen gesehen ist das Stück leicht konkav und in diese

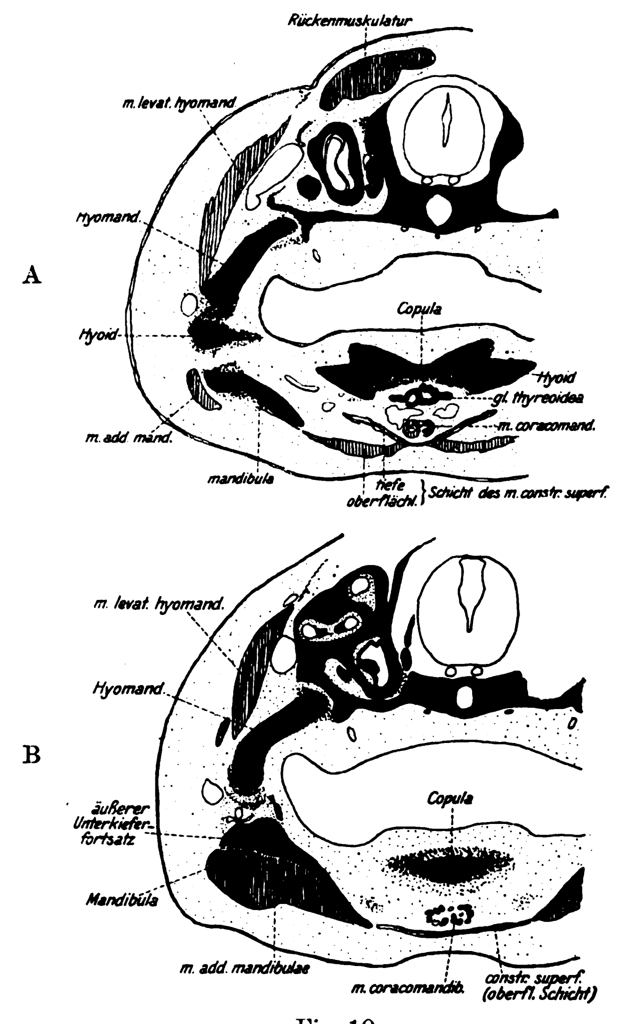


Fig. 10.

Zwei Querschnitte durch den Kopf vom Acanthiaskeimling. Der Schnitt A liegt etwas kaudal von B.

Konkavität legt sich von außen der Unterkiefer an und zwar derart, daß, wie die Fig. 7 zeigt, nur der hintere Teil dieses Stückes von außen zu sehen ist. An seinem hinteren und unteren Rande fallen drei Höcker auf, ein hinterer, ein mittlerer und ein vorderer.

Der hintere Höcker liegt hinter der Verbindungsstelle zwischen Hyomandibulare und Hyoidstück. Er liegt in gleicher Höhe wie der seitliche Fortsatz des Unterkiefers. Über die Beziehung zwischen Hyomandibulare und Hyoidstück besagt die Fig. 9 gar nichts; denn wie erwähnt ist diese Gegend durch eine große Masse von festem Bindegewebe ummauert, worauf noch bei der Besprechung der Gelenke zurückgekommen werden wird. Vorn endigen die beiden Hyoidstücke frei mit abgerundeten Enden, auf denen die Copula ruht.

Die Copula ist eine ziemlich breite vierseitige Knorpelplatte, die hinten in zwei Spitzen ausgeht. Diese Spitzen sind auf der Fig. 19 gerade getroffen. Bemerkenswert sind die seitlichen Ränder dieser Platte. Diese sind nämlich im Bereich der vorderen Enden der Hyoidstücke derart schief abgeschnitten (s. Fig. 10 A), daß das Skeletstück im Durschnitt aussieht wie der Schlußstein eines Torbogens. Allein dieses Schlußstück liegt, um bei dem Bilde des Torbogens zu bleiben, nicht in seiner richtigen Stellung, sondern ist nach oben zu verlagert, gleichsam durch die andrängenden Seitenteile des Bogens herausgedrückt.

B. Gelenke.

Der Darstellung der Gelenke muß ich eine allgemeine Auseinandersetzung vorausschicken und auf einen Umstand aufmerksam machen, auf den bisher nicht geachtet worden ist. Man kann das Kopfskelet der Selachier von den Weichteilen derartig befreien, daß nur noch der Knorpel übrig zu bleiben scheint; scheint, sage ich, denn es ist unmöglich oder fast unmöglich, den Knorpel ganz sauber abzuschaben; der Knorpel würde dann sofort brechen. Das Perichondrium ist für die Festigkeit des Knorpels ein so wesentliches Gebilde, daß man ihn geradezu mit einem Sack vergleichen kann, in dem irgendwie geformte Körper, etwa Kartoffeln, liegen. Für die Festigkeit eines solchen mit Körpern gefüllten Sackes ist es ziemlich gleichgültig, ob die einzelnen Teile eckig oder rund, groß oder klein sind. Dies mag der Grund dafür sein, daß der Knorpel keine derartige funktionelle Struktur aufweist wie der Knochen. Das Perichondrium ist an den verschiedenen Stellen ganz verschieden dick und erzeugt eigentümliche Auflagerungen auf dem Knorpel, die zwar bindegewebiger Natur, aber sich von dem umliegenden lockeren Bindegewebe deutlich abscheiden lassen. Es bestehen diese Auflagerungen aus einem eigentümlichen zell- und faserreichen Gewebe, das sich vielleicht am besten mit den Gelenklippen der Säugetiere vergleichen läßt.

Auf dem Durchschnitt sieht dieses Gewebe bläulich, glasig aus. Diese Auflagerungen gehören zum Stützgewebe, sie beeinflussen die Form des Schädels in ganz bezeichnender Weise.

Entferne ich diese Auflagerungen, so habe ich keine vollständige Vorstellung mehr von der wirklichen Form des Skeletes.

Schneidet man den Schädel quer durch, so zeigt sich, daß besonders vor dem Bereich der Trabeke der Knorpelschädel kielförmig

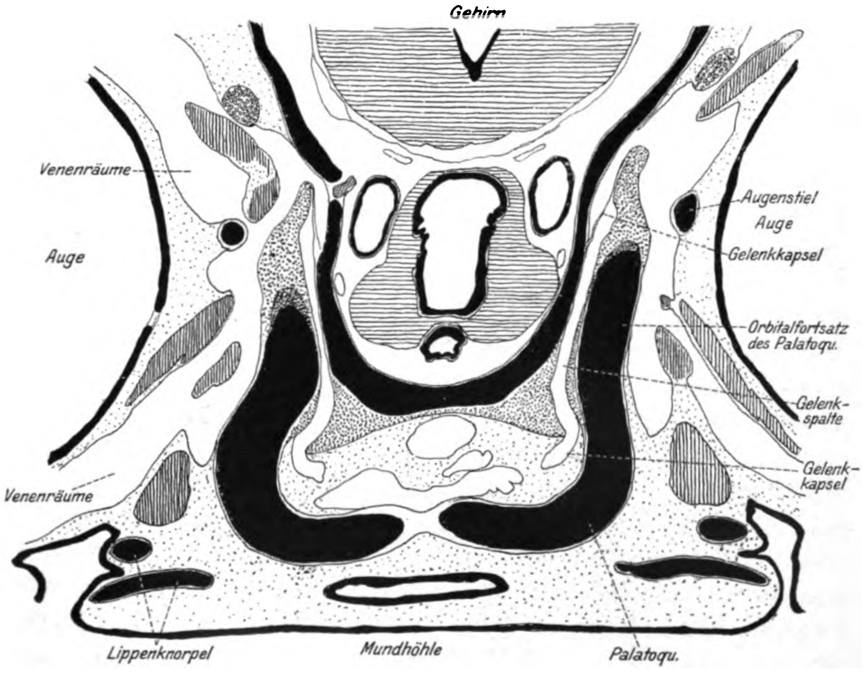


Fig. 11.

Querschnitt durch den Kopf eines älteren Acanthiaskeimlings. Es sind die Orbitalfortsätze des Palatoquadratums annähernd in ihrer Längsausdehnung getroffen. Knorpel schwarz, Gehirn horizontal schraffiert, Auflagerung von »Polstergewebe« dicht punktiert.

ist, wie die Fig. 11 zeigt. Eine höchst unzweckmäßige Form, da ja der Schädel das Munddach bildet. Diese kielartige Form der Schädelbasis wird aber zu einer Platte ergänzt durch seitliche Auflagerungen von dem genannten Gewebe (in der Fig. 11 punktiert). Diese Auflagerungen beginnen am Schädel unterhalb der Austrittsstelle des Nervus opticus (vgl. hierzu Fig. 13) und ziehen sich nach hinten etwa bis zur Austrittsstelle des Hauptstammes des Nervus facialis aus dem Schädel. In ihrer Beschaffenheit sind die Auflagerungen vorn und hinten verschieden. Vorn sind sie mehr gelatinös, hinten mehr faserig. Vorn

schneiden die Auflagerungen scharf ab, entsprechend einer Bucht, in der der Musculus protractor mandibulare (levator labii sup.) gelegen ist. Der Seitenrand dieser Auflagerungen ist scharf und klar begrenzt. Er paßt vorne in die Rinne des Orbitalfortsatzes hinein, die als die Basalrinne des Orbitalfortsatzes bezeichnet wurde. Weiter hinten bildet der Rand die dorsale Begrenzung des Spritzloches und geht



Fig. 12.
Ein Teil der Fig. 11 linke Seite (Orbitalfortsatz) bei stärkerer Vergrößerung.

dann allmählich in ein faseriges Gewebe über, etwa am vorderen Rand des Hyomandibulares. Der Knorpelschädel nun zeigt entsprechend dieser flügelartigen Auflagerungen eigentümliche Spitzen und Kanten, die auf der Fig. 13 deutlich zu erkennen sind und die nur verstanden werden können als die Stütze dieser Auflagerungen. Hans Virchow [1] faßt das Tuberkulum mentale als einen Höcker auf, der eine bindegewebige, halbkugelige, schon Jakob Henle bekannte Masse trägt,

[1] Die Ehringsdorfer Skeletreste. Jena 1920.

die sich zwischen die beiden Musculi mentales hineinlegt. Würde man diese bindegewebige Masse abschaben, so könnte man den Vorsprung nicht verstehen, ebensowenig wie die Leisten und Kanten am Rande des Schädels des Dornhai. Solche Auflagerungen finden sich nur an der genannten Stelle. Wir sehen sie auch an der Post- und Praeorbitalleiste. Nach dieser Vorbemerkung ist es erst möglich an die Besprechung der Knorpelverbindung heranzutreten.

Ich beginne mit der Darstellung der Verbindung des Orbitalfortsatzes mit dem Schädel. Dieser paßt mit seiner Schädelfläche in eine vor dem Augenstiel hinziehende Rinne (Fig. 13). Von dem Schädel ist er getrennt durch eine große Gelenkhöhle (Fig. 12, 13); Bänder finden sich keine. An den abgeschabten Schädel, wie er in (Fig. 14) dargestellt ist, paßt die gewölbte Fläche nur in sehr beschränkter Weise. Denn die »Gelenkpfanne« am Schädel wird erst durch die Auflagerung vervollständigt; daß der Rand dieser Auflagerung in die Bogenfurche des Orbitalfortsatzes hineinpaßt, ist bereits erwähnt. Die Hauptachse der Pfanne läuft schräg von dorsal und kaudal nach ventral und rostral. Der Orbitalfortsatz reicht dorsalwärts und nach hinten viel weiter als die entsprechende Pfanne, berührt diese nur mit seinen zwei unteren Dritteln.

Diese Stelle ist auch, wie Fig. 9 zeigt, wie bereits erwähnt wurde, besonders stark gewölbt. Ja, man kann von einem eigentlichen Gelenkteil des Oberkieferfortsatzes und seiner dorsalen Spitze reden. Die beiden Teile unterscheiden sich auch histologisch voneinander (Fig. 11, 12): während der Gelenkteil aus Knorpel besteht, ist die Spitze von einem eigentümlichen, zellreichen Gewebe aufgebaut, das eine gewisse Ähnlichkeit mit den erwähnten Perichondrium-Auflagerungen zeigt, doch ist es fester und dichter wie dieses. Dem Knorpel sitzt es zwar auf, aber es findet sich keine scharfe Grenze gegen diesen, sondern es ist eine Zwischenzone eingelagert, die einen allmählichen Übergang vermittelt. An dieser Zwischenzone gehen Perichondrium, Knorpel und das aufgelagerte Spitzengewebe ineinander über. Dadurch unterscheidet sich diese Stelle wesentlich von dem aufgelagerten Gewebe an der Basis des Schädels. Diese hängt nur mit dem Perichondrium zusammen, ist aber gegen den Knorpel scharf abgesetzt. Perichondrium und Knorpel sind natürlich nicht zwei voneinander unabhängige Gebilde, sondern entstehen beide aus dem Gewebe des Vorknorpels und zwar derart, daß in dem Knorpel mehr die Grundsubstanz, im Perichondrium mehr die Fasern vorherrschen. Bei

Keimlingen und jungen Tieren ist die Grenze zwischen Perichondrium und Knorpel nicht überall deutlich zu erkennen.

Die der Gelenkhöhle zugewandten Seiten der Skeletstücke sind gleichfalls mit Perichondrium überzogen, niemals berühren sich freie Knorpelflächen. Ja, an dem untern Teil der Gelenkfläche des Orbitalfortsatzes findet sich wiederum eine perichondrale Auflagerung, die die Rundung hier besonders verstärkt, wie aus der Fig. 12 deutlich zu ersehen ist. Die der Gelenkhöhle zugekehrte Seite der basalen Auflagerung ist besonders dicht.

Die Bedeutung der Auflagerung ist wohl dieselbe wie die der Pfannenlippe höherer Tiere. Erstens vergrößern bzw. vertiefen sie die betreffende Pfanne etwas und tragen dadurch zur Sicherung der Bewegung bei; — zweitens dienen sie aber auch als elastische Schutzringe gegen den Anprall des betreffenden Gelenkkopfes oder Halses an den knöchernen Pfannenrand, der sonst leicht abbrechen könnte; (R. Fick). In unserm Fall kommt noch hinzu, daß die Wölbung der Gelenkkugel durch die Auflagerung noch verstärkt wird, dann aber auch, daß die Bewegung durch das Nachgeben der Ränder erst ermöglicht wird.

Die Gelenkhöhle ist außerordentlich geräumig und in ihrer allgemeinen Form dreieckig. Der Ansatz der »Gelenkkapsel« an dem Oberkiefer (am Basalstück und im Orbitalfortsatz) ist in Fig. 7 angezeichnet. Er reicht weit nach vorn und hinten, wodurch erst die dreieckige Form zustande kommt. Am Schädel haben wir zwei Ansatzstellen zu unterscheiden, nämlich den Rand der Pfanne, sodann die basalen Auflagerungen. Die Gelenkhöhle greift auch noch ventral um den lateralen Rand dieser Auflagerungen herum.

Die Gelenkkapsel ist im Bereich des Orbitalfortsatzes derb und fest; und zwar bildet sie hier die Grenzhaut zwischen den periorbitalen Blutsinussen und der Gelenkhöhle. Ventral von den basalen Auflagerungen kann man kaum von einer Gelenkkapsel sprechen, hier dringt die Gelenkhöhle buchtig gegen das lockere Bindegewebe vor. Diese Hohlräume entstehen entwicklungsgeschichtlich zuletzt. Sie lassen sich am besten vergleichen mit den Schleimbeuteln etwa des Kniegelenks.

Die Kapsel ist außerordentlich weit, der Orbitalfortsatz ist wie ein fester Körper in sie eingewebt. Es ist bereits mitgeteilt worden, daß der Orbitalfortsatz länger ist als die Kapsel. Er reicht dorsal weit über sie hinaus, und da die Kapsel am Rande der Gelenkpfanne entspringt, so liegt zwischen diesem Fortsatz und der Kapsel noch eine Bucht der Gelenkhöhle.

Bemerkenswert ist die topographische Lage des Orbitalfortsatzes und der Kapselwand (Fig. 13): hinter dem Orbitalfortsatz ziemlich dicht am Rande der Gelenkpfanne entspringt der knorplige Augenstiel. An der Basis dieses Stieles und an dem Schädelknorpel entspringen die drei geraden Augenmuskeln. Etwas oberhalb des Ursprungs des Augenstieles tritt der Nervus oculomotorius, unterhalb desselben der Nervus trochlearis aus dem Schädel heraus. Hinter und oberhalb des Augenstieles verläßt der Nervus trigeminus den Schädel, dessen oberer Ast der Nervus ophthalmicus medial vor der Spitze des Orbitalstieles vorbeizieht, während der untere Ast der maxillomandibularis lateral von der Basis des Orbitalfortsatzes nach ventral und vorne sich begibt.

Die genannten Nerven, Augenmuskeln und der Augenstiel ziehen frei, d. h. nicht in Bindegewebe eingebettet durch die periorbitalen Blutsinusse hindurch, die den ganzen Augapfel umhüllen und gewissermaßen einem gewaltig vergrößerten Tenonschen Raum der Säugetiere vergleichbar sind.

Hinter und etwas ventral von dem Ursprung des Augenstiels liegt im Knorpel eine ovale Bucht, die seitlich von dem Nervus maxillo-mandibularis begrenzt wird. Diese Bucht stellt eine dem Knorpel dicht anliegende Aussackung der venösen Bluträume dar. Im Grunde dieser Bucht mündet der Querkanal der beiderseitigen Sinusse. Die Bedeutung der genannten Bluträume liegt natürlich darin, daß eine weitgehende

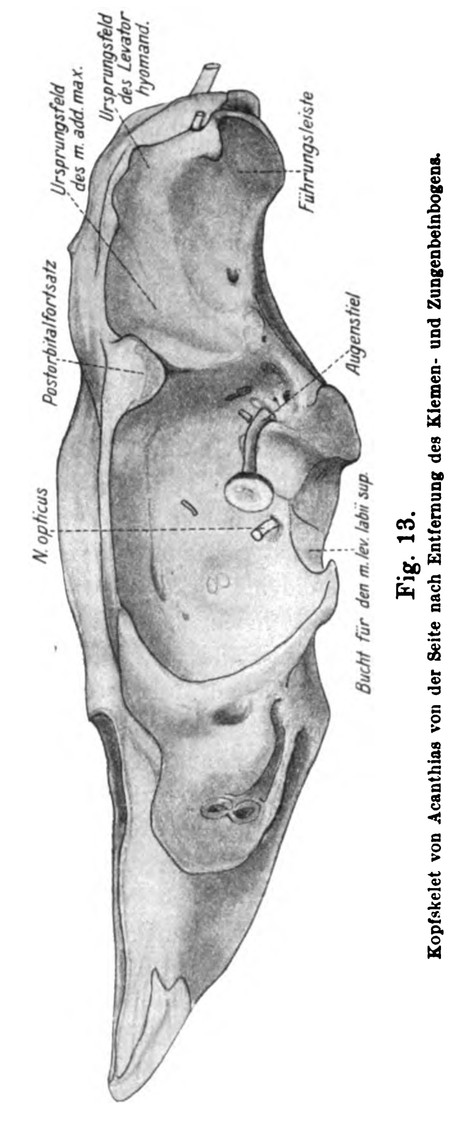


Fig. 13.
Kopfskelet von Acanthias von der Seite nach Entfernung des Kiemen- und Zungenbeinbogens.

Bewegung des Augapfels und seiner Muskeln gewährleistet ist. Aber auch für die Bewegung des Orbitalfortsatzes sind diese Räume außerordentlich günstig.

Die Bewegungsmöglichkeiten des Osbitalfortsatzes sind natürlich außerordentlich groß, da keine Bänder oder straffe Kapselmembranen ihn in seiner Bewegung hindern. Nach dorsal und hinten kann der Orbitalfortsatz, wenn wir als Grundstellung seine Lage bei geschlossenem Maule wie das auf Fig. 7 dargestellt ist, annehmen, nicht bewegt werden, denn er stößt hier an den postorbitalen Fortsatz. Aber nach vorn und unten kann er verschoben werden und zwar solange, bis die Kapsel sich anspannt.

Scheinbar grundverschieden aber in Wirklichkeit ähnlich ist die Verbindung des Orbitalfortsatzes mit dem Schädel beim Hundshai. Der Hauptunterschied liegt darin, daß eine Gelenkspalte fehlt; sodann darin, daß der Orbitalfortsatz viel kürzer ist. Wenn wir diesen Fortsatz bei Acanthias in Höhe der basalen Auflagerung abschneiden, das aufgelagerte Gewebe am Fortsatz selbst vergrößern, die Gelenkspalte zwischen den beiden Auflagerungen mit lockerem Bindegewebe ausfüllen, dann haben wir die Verbindung bei Galeus. Wir haben also zwei polsterähnliche Gewebsmassen, deren Formen veränderbar sind, und die mit lockerm Gewebe miteinander verbunden sich gegeneinander verschieben können. Diese eigenartige Verbindung täuscht sehr leicht ein Band vor. In Wirklichkeit müssen wir die Verbindung aber als ein Gelenk auffassen. Vielleicht kann man ein solches Gelenk als Polstergelenk bezeichnen.

Diese Bezeichnung entspricht nicht dem allgemeinen Sprachgebrauch, denn man teilt ja die Knochen-Knorpelverbindung bekanntlich in Fugen und Gelenke ein.

»A. Fugen oder ungegliederte kontinuierliche Skeletverbindungen ohne Gelenkspalte. Hier wird die Verbindung durch Gewebe zwischen den Verbindungsflächen der betreffenden Skeletstücke hergestellt.

B. Gelenke oder gegliederte diskontinuierliche Skeletverbindungen (Kontakt- oder Kontinuitätsverbindungen) mit einer Gelenkspalte. Hier wird die Verbindung durch Gewebe außerhalb der Spalte zwischen den beiden Skeletstücken dargestellt.« R. Fick, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, 1. Bd. S. 5.

Die mit Polstergelenk bezeichnete Verbindung ist darnach eine Fuge und kein Gelenk. Allein es ist offenbar verwirrend, die Verbindung bei Acanthias als Gelenk, die bei Galeus als Fuge zu bezeichnen, da die beiden in ganz ähnlicher, wenn nicht in gleicher

Weise wirken. Auch kann man die eine zwanglos von der andern ableiten. Man kann hierbei von Acanthias oder Galeus ausgehen, doch muß man sich hüten, etwa die »Fuge« in diesem besonderen Falle als die stammesgeschichtlich ältere zu bezeichnen, wenn auch zugegeben wird, daß im allgemeinen die Fuge die stammesgeschichtlich ältere Form der Skeletverbindung darstellt. Allein, daß in diesem besonderen Falle das eine Mal eine Fuge, das andere Mal ein Gelenk vorhanden ist, hängt lediglich von der Größe der auszuführenden Bewegung ab.

Von einer Fuge unterscheidet sich das »Polstergelenk« nicht unerheblich und ähnelt einem Gelenk. Bezeichnend für ein Gelenk sind neben der Gelenkspalte die besonders hergerichteten der Gelenkhöhle zugewandten Enden der Skeletstücke: bei knöchernem Skelet sind die Enden mit Knorpel, bei knorpligem Skelet mit den perichondralen Auflagerungen versehen.

Solche perichondralen massigen Auflagerungen sind beim »Polstergelenk« vorhanden, daher wurde ja dieser Name gewählt. Zwischen den »Polstern« findet sich eine Schicht lockeren Gewebes, die bei der Verschiebung der »Polster« gegeneinander besonderen Veränderungen unterworfen ist. Man kann diese Schicht als die Bewegungszone bezeichnen, die funktionell der Gelenkspalte der Gelenke in engerem Sinne entspricht. Man kann darnach die Begriffsbestimmung für Gelenk und Gelenk in Anschluß an die oben angeführte von R. Fick folgendermaßen fassen:

A. Fugen oder ungegliederte kontinuierliche Skeletverbindungen ohne Bewegungszone oder Gelenkspalte. Hier wird die Verbindung durch gleichartiges Gewebe zwischen den Verbindungsflächen der Skeletstücke dargestellt.

B. Gelenke im allgemeinen gegliederte oder kontinuierliche Skeletverbindungen mit einer Bewegungszone oder einer Gelenkspalte. Hier wird die Verbindung entweder durch Gewebe außerhalb der Spalte zwischen den Skeletstücken, oder das Gewebe der Bewegungszone dargestellt.

Diese Begriffsbestimmung hat von der oben angeführten zunächst den Vorteil, daß sie nicht auf Säugetiere beschränkt ist, sodann daß wie in vorliegendem Falle zusammengehöriges nicht getrennt wird. Natürlich ergeben sich wie bei jeder Begriffsbestimmung Schwierigkeiten. Sind z. B. die Wirbelkörperverbindungen beim Menschen und Säugetieren, die als Synchondrosen bezeichnet werden, nun als Gelenke anzusprechen? Die Bandscheibe besteht ja bekanntlich aus zwei

histologisch und funktionell verschiedenen Teilen, dem Faserring und dem Gallertkern. Letzteren oder den Übergang zwischen Bandscheibe und Kern könnte man sehr wohl als »Bewegungszone« bezeichnen, ganz abgesehen davon daß gelegentlich Hohlräume im Gallertkern vorkommen die von LUSCHKA geradezu als Gelenkhöhlen bezeichnet werden. Der Gallertkern ist das »Zentrum der Bewegung zwischen zwei Wirbeln. Er ist nach MONROS treffendem Ausdruck wie ein selbstverschieblicher flüssiger Zapfen oder eine Kugel um die herum die Bewegungen wie in einem Kugelgelenk vorsichgehn« (R. FICK, Handbuch, Bd. 1 S. 72). Nach meiner Meinung ist es so ungereimt nicht diese Verbindung als Gelenk anzusprechen. In der menschlichen Anatomie mag das vielleicht nicht zweckmäßig sein, zieht man aber z. B. die Reptilien mit in den Kreis der Betrachtung, so erkennt man, daß sich hier bei denjenigen Formen, deren Wirbelsäule keine »Eigenform« (Schlangen) besitzt, zwischen den Wirbelkörpern echte Gelenke befinden; der »Nucleus pulposus« ist in den vorhergehenden oder nachfolgenden Wirbelkörper und zwar in denjenigen, der den Gelenkkopf trägt einbezogen. Hier liegt das von MONRO gebrauchte Bild verwirklicht vor.

Selbstverständlich wird nicht geleugnet, daß es zwischen Fugen und Gelenken Übergangsformen gibt »indem sich wenigstens Andeutungen von Spalten finden. Eine solche Übergangsform zwischen den Fugen und Gelenken, von LUSCHKA als Halbgelenke bezeichnet, besitzt typischerweise z. B. die Schanfuge« R. FICK, Handbuch Bd. 1 S. 6. Der Schwerpunkt liegt bei dieser Begriffsbestimmung in dem Fehlen oder Vorhandensein der Gelenkspalte.

Die Verbindung zwischen Unter- und Oberkiefer ist recht verwickelt gebaut. Es sind jederseits zwei Gelenke vorhanden. Ein äußeres und ein inneres.

Das äußere Gelenk findet sich zwischen dem Gelenkfortsatz des Oberkiefers und dem seitlichen Fortsatz des Unterkiefers (s. Fig. 7). Der Fortsatz des Oberkiefers trägt den abgerundeten Gelenkkopf, der Fortsatz des Unterkiefers die Gelenkpfanne. Die Formen der Gelenkfläche sind kaum richtig zu bestimmen, da insbesonders die Pfanne derbfasrige Auflagerungen trägt. Die Gelenkspalte ist an den Rändern nicht scharf begrenzt (s. Fig. 14). Von dem medialen Rande des Gelenkkopfes zieht ein festes kurzes Band zur Basis des seitlichen Unterkieferfortsatzes. Dieses Band begrenzt rostral das Gelenk, liegt aber mit seiner Masse außerhalb desselben. Ich nenne dieses Band das äußere Kieferband (Fig. 15 A, B).

Das innere Gelenk befindet sich zwischen dem inneren Fortsatz des Unterkiefers und einem mächtigen Band, das Unterkiefer mit Oberkiefer verbindet (Fig. 8, 14, 15 A). Ich nenne es das **innere Kieferband**. Es zieht schief von den Basalteil des Oberkiefers nach

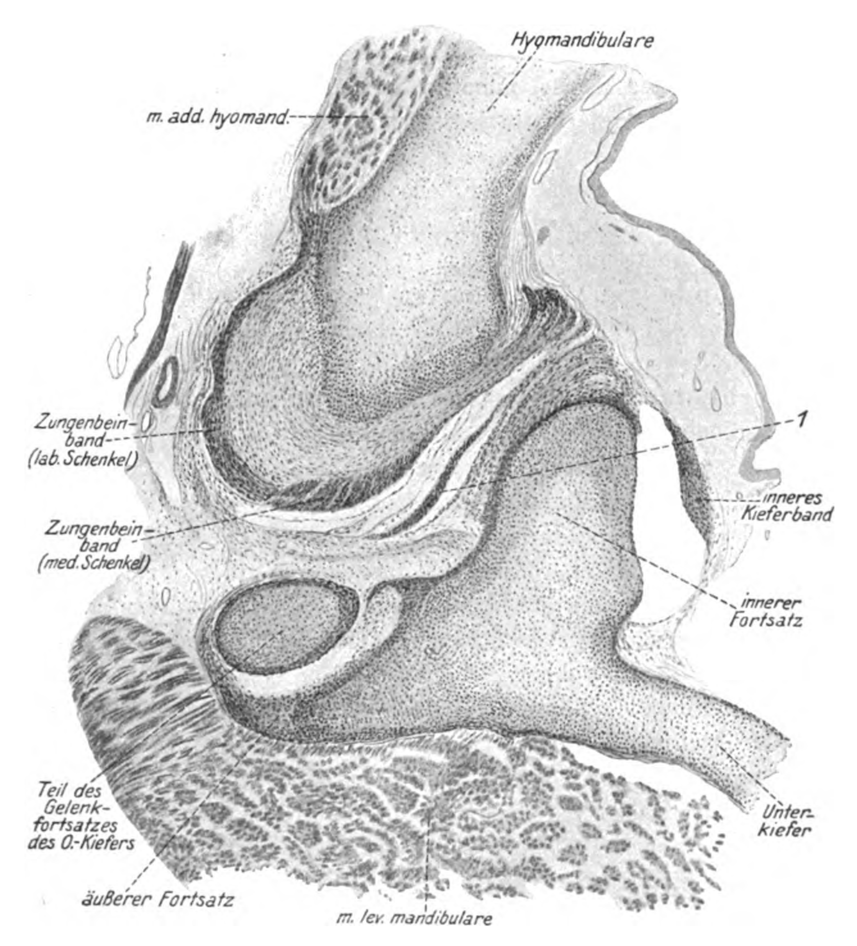


Fig. 14.

Querschnitt durch das Gelenk zwischen Hyomandibulare und Unterkiefer bei älterem Acanthiaskeimling. Stärkere Vergrößerung eines Teiles der Fig. 15. Zu besserem Verständnis ist Fig. 14 auf Fig. 7 zu beziehen. Vorliegender Querschnitt trifft gerade noch den Gelenkfortsatz des Oberkiefers; er ist in Fig. 7 quer durch den hinteren Teil des Kopfes zu legen an die Stelle, an der der von der Bezeichnung »Gelenkfortsatz« ausgehende Strich endet.

kaudal und ventral nach dem Unterkiefer an eine Stelle zwischen dessen hinteren und mittleren Randvorsprung (s. Fig. 8). Dieses Band liegt nicht in einer Ebene, sondern ist entsprechend dem stark vorspringenden inneren Unterkieferfortsatz geknickt. Es besteht dem-

nach aus zwei Schenkeln, nämlich einem längeren dorsalen und einem kürzeren ventralen. Letzteres läuft nun naturgemäß steiler nach außen als das erstere. Das Band ist fest, glänzend, die Fasern des dorsalen Schenkels rollen sich eigentümlich ein, wie die Fig. 8 zeigt.

Zwischen dem Band und dem Fortsatz des Unterkiefers befindet sich eine durch eine dünne weite Kapsel umschlossene Gelenkhöhle (Fig. 14, 15). Die Kapsel nimmt vorne an der Basis, hinten an der Kuppe des Unterkieferfortsatzes seinen Ursprung, so daß die ganze innere Fläche des Fortsatzes in die Gelenkhöhle einbezogen ist. Die der Gelenkhöhle zugewandte Fläche des Unterkieferfortsatzes trägt keine perichondralen Auflagerungen, der Knorpel legt sich vielmehr dem Bande direkt an.

Verbindungen zwischen den beiderseitigen Hälften des Unter- und Oberkiefers. Bandverbindung, ohne Bewegungszone; ausgiebige Bewegung der beiden Hälften gegeneinander ist möglich.

Verbindung des Hyomandibulare mit dem Schädel. Das Hyomandibulare verbindet sich bekanntlich mit dem Labyrinthteil des Schädels. Es wird gewöhnlich angegeben, daß sich dieses Skeletstück an die Labyrinthkapsel anfügt. Das ist streng genommen nicht richtig. Man sieht nämlich bei Keimlingen sehr deutlich, wie die Fig. 10 A, B zeigen, daß die Parachordalknorpel nach der Seite zwei Flügel aussenden, die von unten her die knorplige Labyrinthkapsel umfassen. Diese Kapsel schiebt sich gewissermaßen zwischen die Flügel, das Gehirn und die knorpligen Seitenwände der Gehirnkapsel, insofern solche vorhanden sind, hinein. Seitlich verbreitern sich die Flügel und bilden frühzeitig die Pfanne für das Hyomandibulare.

Diese stellt beim erwachsenen Tier eine unregelmäßige etwas nierenförmige Bucht dar (Fig. 13), deren größte Länge von dorsal und rostral nach ventral und kaudal verläuft, also schief zur Längsachse des Tieres liegt. In den Ausschnitt der nierenförmigen Bucht ragt von hinten und oben ein schon beschriebener Fortsatz vor, der in die Rinne des Hyomandibulare hineinpaßt (Fig. 13). Von der Basis dieses Fortsatzes verläuft eine Leiste schräg von dorsal und kaudal nach ventral und rostral; dadurch wird die Pfanne in zwei Felder, ein dorsales-rostrales und ein ventrales-kaudales Feld zerlegt.

Das Hyomandibulare trägt den Gelenkkopf, der in die oben beschriebene Pfanne paßt. Die Gelenkflächen sind mit perichondralen Auflagerungen versehen; die Gelenkspalte ist unscharf begrenzt.

Das Hyomandibulare kann gegen den Schädel nur um eine schräg von vorn und oben nach hinten und unten ziehende Achse entspre-

chend der Längsachse der Pfanne bewegt werden. Die oben beschriebene senkrecht zur Achse verlaufende Leiste stellt eine Führungsleiste dar. Bewegungen um die Achse können aber nur nach vorne und unten gemacht werden, denn der Fortsatz am Rand der Gelenkpfanne, der sich in die Rinne des Hyomandibulare hineinlegt, verhindert jede Bewegung dieses Skeletstückes nach oben und hinten, er wirkt als Sperrvorrichtung.

Von dem obersten Ende der Hyomandibularkante zieht ein kräftiges Band zu dem vorderen Rand des Labyrinthfortsatzes hin.

Bei Galeus fehlt der Labyrinthfortsatz des Schädels; trotzdem kann auch hier das distale Ende des Hyomandibulare nur nach vorn und ventral bewegt werden, denn zwei mächtige Hemmungsbänder verhindern jede andre Bewegung. Das eine entspringt am hinteren Rande des Hyomandibulare und zieht als eine dreieckige Platte nach vorn um sich am unteren Orbitalrande zu befestigen. Das zweite Band ist ein dünner fester Strang, der vom vorderen Rande des Hyomandibulare nach dem Orbitalrande verläuft. Der Gelenkkopf besteht aus zwei Teilen.

Verbindung zwischen Hyomandibulare und Hyoid.

Diese Verbindung ist recht verwickelt gebaut, zunächst weil das distale Ende des Hyomandibulare von mächtigen fibrösen Massen umgeben ist, die ohne Verletzung des Knorpels nicht entfernt werden können, sodann aber, weil sich an dieser Stelle der Hyoidbogen gleichzeitig mit dem Kieferbogen verbindet. Es war mir nicht möglich durch makroskopische Präparation ein deutliches Bild von der fraglichen Verbindung zu erhalten, erst nach Durchsicht verschiedener mikroskopischer Schnittfolgen konnte eine klare Einsicht gewonnen werden. Bei einem 9 cm langen Keimling des Dornhaies sind die einzelnen Teile des Gelenkes vollständig ausgebildet. Eine Anzahl Schnitte aus einer Schnittfolge durch diesen Keim sind in den Fig. 15 A, 16 A, B, C, D dargestellt, es wird auf diese verwiesen.

Betrachten wir zunächst die Form des distalen Endes des Hyomandibulare. In der Fig. 17 ist das Skeletstück des 9 cm langen Keimes in der Ansicht von hinten her dargestellt. Sein distales Ende ist kolbig angeschwollen und trägt drei Fortsätze, einen vorderen (in den Fig. 17 mit der Marke 1 versehen), einen hinteren lateralen (mit der Marke 2 versehen) und einen hinteren medialen (mit der Marke 3 bezeichnet).

Der hintere seitliche Fortsatz (2) ist ziemlich spitz; bis zu ihm reicht der Musculus levator Hyomandibulare und befestigt sich auch an ihm. Wir nennen ihn daher den Muskelfortsatz.

Der hintere mediale Fortsatz ist abgerundet und verbindet sich mit dem Hyoidstück (Fig. 17 C). Wir nennen ihn daher den Hyoidfortsatz.

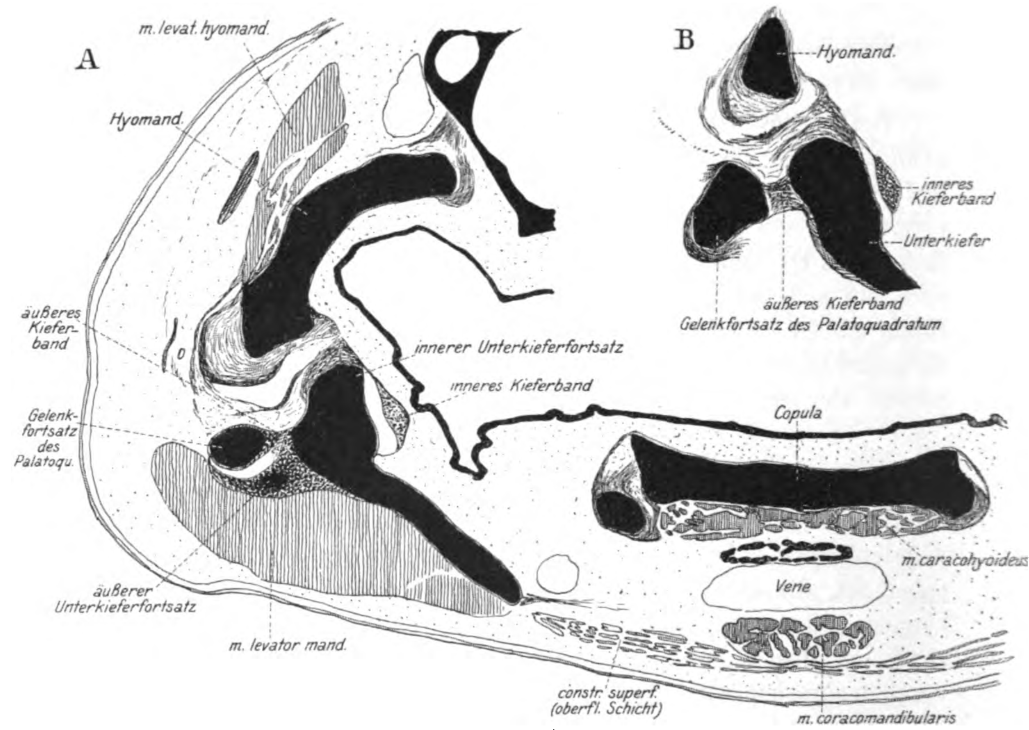


Fig. 15.

A Querschnitt durch einen Teil des Kopfes eines älteren Acanthiaskeimes. Über die Beziehung des Schnittes zum Schädel (Fig. 7) siehe Figurenerklärung zu Fig. 14. B Querschnitt durch Gelenkgegend etwas rostral von A.

Die kolbige Auftreibung insbesonders des hinteren Teiles des distalen Endes des Hyomandibulare wird durch diese beiden Fortsätze bedingt. Beide Fortsätze ziehen als Leisten nach vorne bis in Höhe des Fortsatzes 1 und noch darüber hinaus, so daß man auf Querschnitten durch den vorderen Teil des distalen Endes unseres Knorpelstückes (Fig. 15 A, 16 A) medial und lateral vom vorderen Fortsatz (1) je eine Leiste sieht.

Der vordere Fortsatz ist mit einem mächtigen fibrösen Polster umgeben, das ihn vollständig einhüllt und bis zu den Fußpunkten der

beiden anderen Fortsätze sich ausdehnt (Fig. 15). Das Polster baut sich nicht symmetrisch um den vorderen Fortsatz auf, sondern liegt mit dem Hauptteil seiner Masse mehr der lateralen Fläche desselben auf. Es ragt nach der Seite und vorn kräftig vor (Fig. 14).

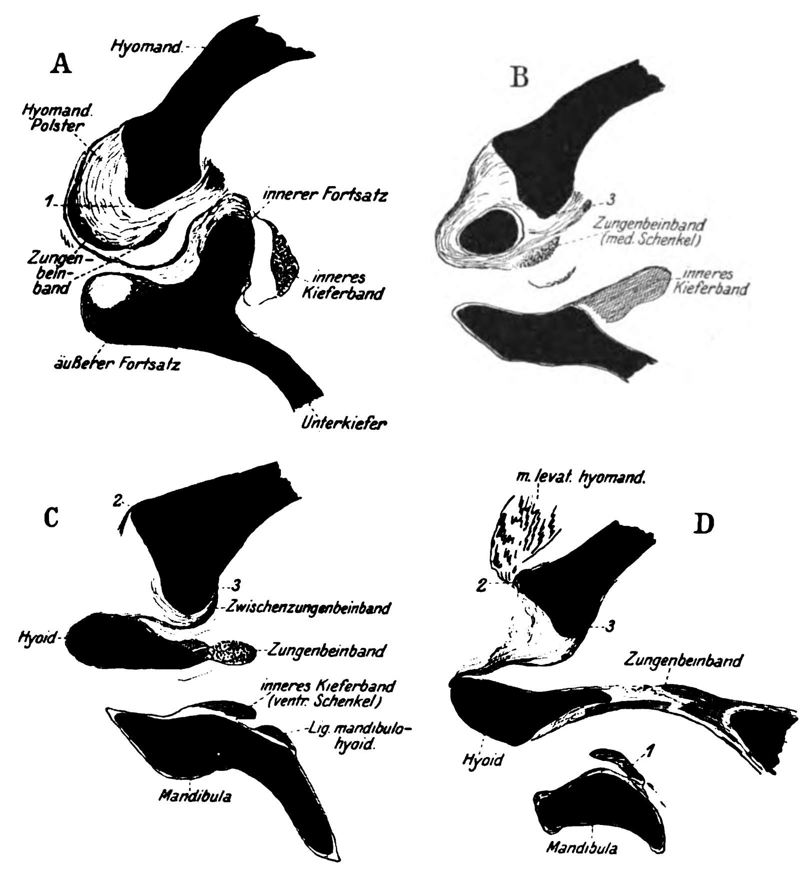


Fig. 16.

Anzahl Querschnitte durch Gelenkgegend. Siehe Figurenerklärung Fig. 14, 15. Fig. 16 A entspricht Fig. 14; B, C, D liegen in dieser Reihenfolge weiter kaudal.

Bänder zwischen Hyomandibulare und Hyoid. Es sind zwei vorhanden:

1. Von dem oberen Rand des Hyoidstückes entspringt ein mächtiges Band, zieht zum Hyomandibularpolster und umhüllt es. Wir nennen es das Zungenbeinband (Fig. 9). Man kann an ihm einen medialen und einen lateralen Schenkel unterscheiden; auf der Fig. 10 ist nur der laterale zu sehen. Die Fasern dieses Schenkels gehen

bald in das Gewebe des Hyomandibularpolster über, die des medialen sind noch lange als ein mächtiger deutlich abgegrenzter Streifen auf dem Polster zu erkennen (s. Fig. 15, 16 A, B).

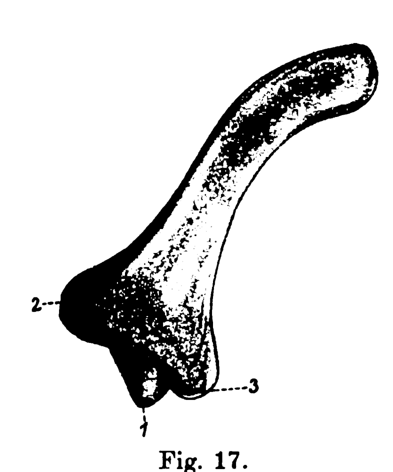


Fig. 17.
Linkes Hyomandibulare eines älteren Acanthiaskeimlings bei der Betrachtung von hinten.
Die Bedeutung der Marken 1, 2, 3 ist im Text erklärt.
Beziehe Fig. 17 und 15 aufeinander.

2. Von der seitlichen Fläche des Hyoidstückes zieht ein Band zu dem Hyoidfortsatz des Hyomandibulare und umhüllt es (Fig. 16 C). Wir nennen es das Zwischenzungenbeinband.

Fuge zwischen Hyomandibulare und Hyoid (Fig. 16 C). Das Hyoid zeigt dorsal eine flache Delle in die der Hyoidfortsatz des Hyomandibulare hineinragt. Ein Gelenkspalt ist nicht vorhanden. Die beiden Skeletstücke sind mit Bindegewebe verbunden, durch das das Zwischenzungenbeinband hindurchzieht. Der vordere Teil des Hyoides der mit dem Hyomandibulare verbunden ist wird vom Hyomandibularpolster umschlossen (Fig. 16 B).

Bewegungen können zwischen den Skeletstücken nach verschiedenen Richtungen ausgeführt werden. Am leichtesten kann das Hyoid um eine von vorn nach hinten ziehende Achse bewegt werden.

Gelenk zwischen Kieferbogen und Zungenbeinbogen.

In ordnungsgemäßer Folge sollte zunächst die Verbindung zwischen Hyoid und Copula dargestellt werden, ich beschreibe aber aus Zweckmäßigkeitsgründen das oben genannte. Die gelenkenden Stücke sind das Hyomandibulare und der Unterkiefer.

Das Hyomandibularpolster schiebt sich zwischen die beiden Fortsätze des Unterkiefers hinein in die Hyoidbucht und füllt den Raum zwischen diesen Fortsätzen aus (Fig. 14, 16 A). Es bildet den Gelenkkopf während die Bucht zwischen den Unterkieferfortsätzen die Pfanne darstellt. Eine unregelmäßige seitlich nicht von einer Kapsel begrenzte Gelenkspalte ist vorhanden (Fig. 14).

Das Gelenk zerfällt in zwei Abteilungen eine mediale und eine laterale.

Der Gelenkspalt der medialen liegt zwischen dem inneren Unterkieferfortsatz und der medialen Fläche des Hyomandibularpolsters (Fig. 14). Der innere Unterkieferfortsatz ist mit einer mächtigen derbfaserigen Masse bedeckt, so daß hier Polstergewebe auf Polstergewebe schleift.

Die Spalte des lateralen Teiles liegt zwischen dem medialen Schenkel des Hyoidbandes und lockerem Gewebe zwischen den beiden Fortsätzen des Unterkiefers.

Es ist oben angegeben worden, daß das Hyomandibulare beziehungsweise sein Polster den Gelenkkopf darstellt; das ist streng genommen nicht richtig, denn der innere Fortsatz des Unterkiefers mit seiner Auflagerung springt wie ein Kopf gegen die mediale Fläche des Hyoidpolsters vor, das auch eine bescheidene Eindellung zeigt.

Bänder des Gelenkes. Hiervon gibt es drei.

1. Zunächst spaltet sich von dem Hyoidband eine Platte ab, die durch den lateralen Teil des Gelenkes hindurchzieht und am inneren Unterkieferfortsatz sich ansetzt (Fig. 14, 1).

2. Von der Basis des Gelenkfortsatzes des Palatoquadratum zieht ein Band zu dem distalen Ende der Muskelkante des Hyomandibulare. Wir nennen es das Ligamentum maxillo-hyomandibulare (Fig. 7, 8, 9).

3. Von der Innenfläche des Unterkiefers begibt sich ein Band nach der Außenfläche des Hyoides (Fig. 7, 8), Ligamentum mandibulo-hyoideum. Es kreuzt das Kieferband nahe an seiner Ursprungsstelle am Unterkieferknorpel, derart, daß das letztgenannte Band lateral, das Ligamentum mandibulo-hyoideum medial gelegen ist.

Von den unter Nr. 2 und 3 genannten Bändern ist 3 das stärkere. Durch diese beiden Bänder (2, 3) wird der Kieferbogen eng mit dem Zungenbeinbogen verbunden.

Verbindung zwischen der Copula und dem Hyoid.

Die Copula stellt eine vorn abgerundete, hinten in zwei Spitzen auslaufende Platte dar, die den freien Enden des beiderseitigen Hyoidknorpels aufliegt. Die Seitenränder der Platte sind wie man auf der Fig. 10 A deutlich sehen kann, schräg durchschnitten. Von den schrägen Seitenflächen ziehen zu den freien Enden des Hyoids bindegewebige Massen von der Beschaffenheit des Polstergewebes, ohne Bewegungszone (Fig. 18).

Die Copula kann gegen die Enden des Hyoids auf zweifache Arten bewegt werden: erstens kann sie zwischen die Hyoidenden

hineingezogen oder gedrückt werden (dann müssen dessen Enden natürlich auseinanderweichen) es kann also gewissermaßen der über dem »Gewölbe« sitzende Schlußstein (s. Fig. 11a) in das Gewölbe einbezogen werden. Zweitens kann sie sich nach Art einer Wippe derart an den beiden Enden der Hyoidknorpel bewegen, daß sich der hintere und vordere Rand der Copularplatte abwechselnd senkt und hebt.

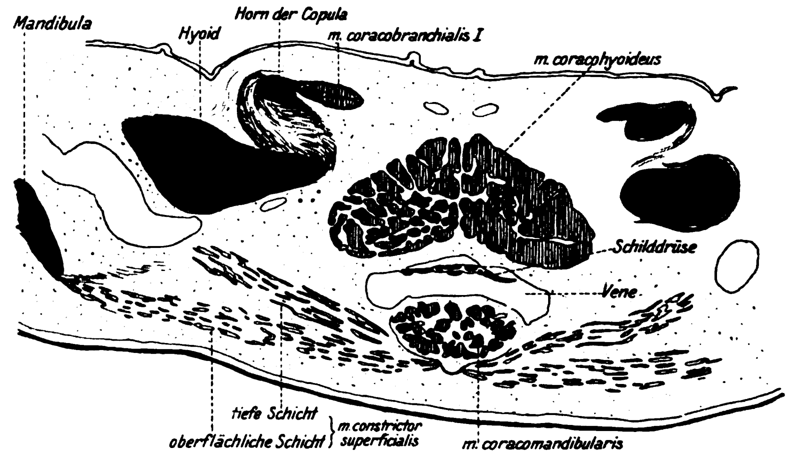


Fig. 18.

Querschnitt durch den Mundboden eines älteren Acanthiaskeimlings. Man beziehe den Schnitt auf Fig. 7; er liegt in Höhe der Spitze des unteren Pfeiles, so daß die Copula (ihre »Hörner«) gerade noch getroffen ist.

Zuletzt ist noch zu bemerken, daß der vordere Rand der Copula mit Polstergewebe bedeckt ist, das sich an die Innenfläche der Unterkieferbogen anlegt, ohne sich mit ihnen zu verbinden.

C. Die bewegenden Kräfte.

Die Kopfmuskulatur von Acanthias ist von B. Vetter in der »Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaften« (8. Bd. Neue Folge 1. Bd. 1874) gründlich dargestellt worden; ich kann mich daher auf das notwendigste beschränken[1].

1. Musculus adductor mandibulae (auf den makroskopischen Figuren nicht gezeichnet) verbindet Ober- und Unterkieferknorpel; er entspringt an der Außen- und Unterfläche des Muskelfortsatzes des Palatoquadratum und setzt breit an der Außenfläche der Mandibula an. Ist sehr verwickelt gebaut und ist mit einer derben Faszie bedeckt.

[1] A. Luther gibt eine genaue Darstellung der Trigeminusmuskulatur und Zusammenstellung der verwirrenden Terminologie. Acta societatis scientiarum Fennicae, Tom. 36, No. 3.

2. Musculus levator labii sup. (Fig. 19) entspringt von der Basis des Schädels und zwar ventral von den Präorbitalfortsätzen in einer Rinne (Fig. 19) derart, daß die beiden Muskelursprünge sich berühren. Er zieht von seinem Ursprung nach hinten und setzt mit einer schlanken Sehne in die Faszie des M. adductor mandibulae über. Seine Wirkung besteht nicht in einer Hebung der »Oberlippe« sondern in dem Vorziehen des ganzen Kieferapparates. Der Lippenknorpel legt sich ihm zwar dicht an, ist mit ihm aber nicht verbunden.

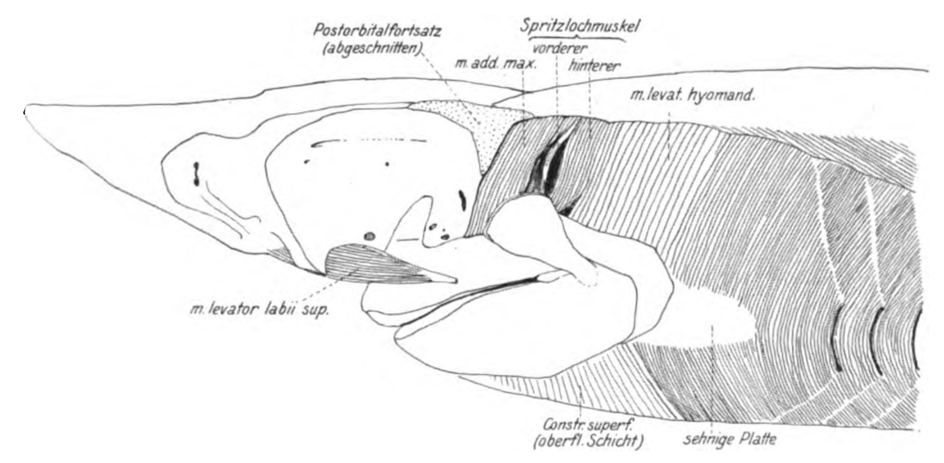


Fig. 19.

Kopf eines Acanthias mit Muskulatur. Der M. adductor mandibulae ist abgetragen, die Orbita ist ausgeräumt, der Postorbitalfortsatz ist abgeschnitten. Die Sehne des M. lev. lab. sup. hängt in der Luft, da der add. mand. abgetragen ist.

3. Musculus adductor maxillae (Fig. 19) entspringt an einer deutlich umgrenzten Fläche der Seitenwand des Labyrinthteiles des Schädels und zieht, indem er sich der Hinterfläche des Postorbitalfortsatzes anschmiegt nach ventral und etwas nach rostral, um sich am oberen Rand des Palatoquadratums dicht an der Basis des Muskelfortsatzes anzusetzen. Der Muskel ist sehr dick; sein Querschnitt ist rundlich. Der hinterste Teil dieses Muskels begrenzt den vorderen Rand des Spritzloches. Seine Masse springt gegen die Fläche des Hauptteiles senkrecht vor (kommt auf Fig. 19 nur undeutlich zur Geltung). Er legt sich den Spritzlochknorpeln dicht an und setzt an der medialen und gleichzeitig oberen Fläche des Muskelfortsatzes des Palatoquadratums an. Diese Muskelpartie wird von Vetter als Spritzlochknorpelmuskel bezeichnet; zweckmäßigererweise nennt man ihn den vorderen Spritzlochmuskel.

4. Musculus levator hyomandibularis (Fig. 19) (vorderster Teil des dorsalen Abschnittes des M. constrictor superficialis von Vetter) entspringt mit seinem vordersten Teil von einem Feld der Seitenwand des Okzipitalteiles des Schädels dicht hinter dem Ursprungsfeld des M. adductor max. (Fig. 13), mit seinem hinteren jedoch von der derben Faszie, die die Rückenmuskulatur seitlich und dorsal deckt. Er setzt im wesentlichen in der Muskelbucht des Hyomandibulare an. Das Ansatzfeld ist in der Fig. 9 umrandet. Sein Querschnitt ist keilförmig. Die Fasern verlaufen von dorsal und kaudal nach ventral und etwas nach rostral, der Querschnitt ist keilförmig, vorne breit, hinten schmal. Die vorderen Fasern des Muskels sind kürzer als die hinteren.

Vetter beschreibt den Muskel als den vordersten Teil des dorsalen Constrictor superficialis. Dies ist morphologisch richtig, physiologisch nicht, denn der Muskel ist kein Zusammenschürer, sondern ein Heber des Palatoquadratknorpels. Der Muskel ist viel dicker und grobfasriger als der Constrictor. Constrictor und Levator sind miteinander verwachsen.

Der vorderste Teil des Muskels begrenzt hinten das Spritzloch, hebt sich nach außen von der Fläche des Hauptteiles heraus (wie der vordere Spritzlochmuskel) und befestigt sich an der hinteren Ecke des Muskelfortsatzes des Palatoquadratknorpels. Man kann diesen Abschnitt des Levator am besten als hinteren Spritzlochmuskel bezeichnen (Fig. 19).

5. Ventraler Abschnitt des M. constrictor superficialis (Fig. 18). Dieser Muskel besteht im Bereich des Unterkiefers und des Zungenbeinbogens aus 2 Platten einer oberflächlichen und einer tiefen (Fig. 18, 10A). Hinten in Höhe der hinteren Hyoidverwölbung sind die beiden Platten miteinander verbunden. A. Oberflächliche Portion: Ursprung, bindegewebige Raphe in der Medianlinie, die sich jedoch nicht bis zum Unterkiefer fortsetzt. Ansatz, Unterkieferrand. Die hinteren Fasern ziehen von der Raphe nach vorn und der Seite, die vordersten ziehen quer von dem einen Rand des Unterkiefers zum anderen, ohne von der Raphe unterbrochen zu sein. B. Tiefe Portion: Ursprung gleichfalls an der Raphe. Der Faserverlauf ist nicht, wie Vetter angibt, parallel zu der der oberflächlichen Portion; die Fasern der beiden Platten kreuzen sich. Die der tiefen Portion ziehen von der Raphe nach der Seite und nach hinten und setzen an der Kante des Hyoids an. Die tiefe Portion geht nicht soweit nach vorn wie die Oberfläche, auf Querschnitten, die in Höhe

der Zungenbeinkopula liegen, (Fig. 15) sieht man daher nur eine Muskellage, die oberflächliche.

6. Ventrale Längsmuskulatur. A. M. coracomandibularis (Fig. 15) ist ein schwacher, in der Medianlinie verlaufender scheinbar unpaarer Muskel, der dicht unter der Raphe der ventralen oberflächlichen Constrictoren gelegen ist. Seinen Ursprung hat er mit den übrigen Längsmuskeln am Schultergürtel und den benachbarten Faszienblättern. Sei Ansatz findet sich an der Vereinigungsstelle der beiden Unterkieferhälften.

B. M. coracohyoideus. Kräftiger Längsmuskel (Fig. 15, 18). Ursprung gemeinsam mit den anderen Längsmuskeln. Ansatz, vorn an der Unterfläche der Copula des Zungenbeines. Zwischen ihm und dem M. coracomandibularis liegen große Venenräume, in die die Schilddrüse eingelassen ist. Der Muskel ist paarig, die beidenseitigen legen sich dicht aneinander.

C. M. coracobranchialis 1 Ansatz an den beiden Hörnern der Zungenbeincopula und zwar an deren dorsalen Fläche. Während also der M. coracohyoideus an der unteren Fläche der Copularplatte und zwar weit vorne sich befestigt, findet der coracobranchialis 1 seinen Ansatz an der oberen Fläche dieses Knorpels und zwar weit hinten (Fig. 18).

Der Muskel ist von Vetter Coracobranchialis 1 genannt worden, weil er eigentlich zum ersten Kiemenbogen gehört. Bei Hexanchus befestigte er sich nach Vetter noch an der Copula des ersten Kiemenbogens, greift jedoch bereits auf die benachbarte Copula des Zungenbeines über.

Die Mechanik der Gelenke.

1. Bewegungen im Kiefergelenk (Fig. 20). Palatoquadratum und Unterkieferknorpel sind durch das Kieferband miteinander verbunden (Fig. 20 *A*, *B*). Dieses Band zieht vor der Drehungsachse des Kiefergelenkes vorbei (in der schematischen Fig. 20 ist die senkrecht zur Ebene des Papieres verlaufende Achse mit *D* bezeichnet.) Eine Bewegung des Unterkiefers gegen den Oberkiefer scheint daher unmöglich zu sein; da das Band sich bei einer solchen Bewegung verlängern müßte. Der Unterkiefer gelangt bei einer Drehung um den Winkel α (Fig. 20) aus der gedachten Ausgangsstellung 1 in die Stellung 2. Das Kieferband *A* wird gleichfalls gedreht und sein Befestigungspunkt *B* am Unterkiefer gelangt in die Stelle *C*. Die Strecke *A*—*C* stellt nun die Hypotenuse des Dreieckes *ABC* dar, ist damit also länger als

die Strecke *AB*. Das Kieferband müßte sich also bei einer Drehung des Unterkiefers verlängern; dies ist unmöglich, da es unelastisch ist.

Es ist bereits dargestellt worden, daß das Kieferband nicht gradlinig von seinem Befestigungspunkt am Palatoquadratum zum Unterkiefer hinzieht, sondern da es sich dem inneren Unterkieferfortsatz anlegt, winklig geknickt ist und aus zwei Schenkeln besteht. Das Band ist daher länger als die Verbindungslinie seiner beiden Befestigungspunkte *A*, *B*.

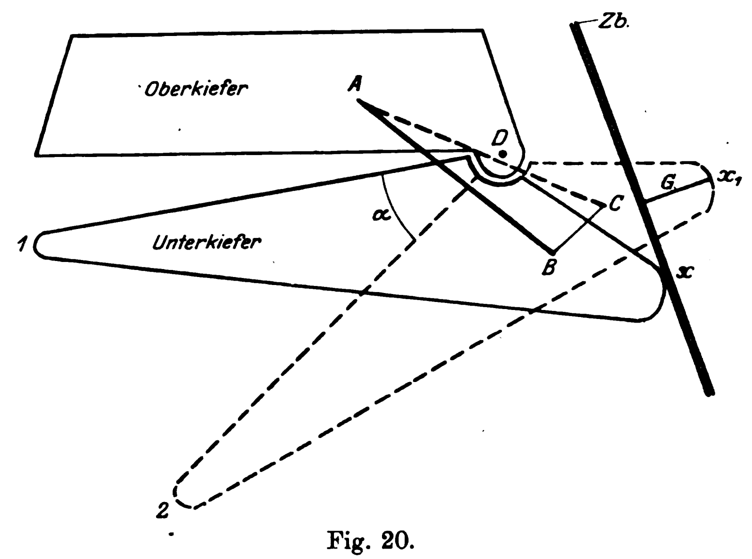


Fig. 20.

Schema zur Darstellung der Kiefermechanik. Erklärung siehe im Text.

Bei der Öffnung des Unterkiefers gleitet man das Band an der stark nach außen abfallenden Fläche des inneren Unterkiefers entlang, der Winkel zwischen seinen beiden Schenkeln wird größer und das Band damit scheinbar länger. Die Öffnung des Mundes ist daher möglich.

Das Gelenk zwischen dem Kieferband und dem inneren Unterkieferfortsatz ist das einzige Gelenk, bei dem der Knorpel gar keine fibrösen Auflagerungen trägt. Offenbar wird die Gelenkfläche des Bandes fest an den Unterkiefer gepreßt und jede fibröse Auflagerung würde abgerieben werden.

Die Festigkeit des Kiefergelenkes wird durch das Kieferband selbst und seine Lage außerordentlich erhöht.

2. Bewegungen in den Fugen zwischen den beiderseitigen Unter- und Oberkiefern. Es ist schon mitgeteilt worden, daß die

beiderseitigen Ober- und Unterkieferhälften durch Bänder miteinander verknüpft sind. Am Präparat kann man die beiderseitigen Stücke sehr gut gegeneinander bewegen. Beim lebenden Tiere habe ich wiederholt beobachtet, daß bei geöffnetem Munde die Stücke so gegeneinander bewegt werden, daß sich der Winkel zwischen ihnen verkleinert; damit müssen sich auch die beiderseitigen Kiefergelenke einander nähern. Bei geschlossenem Munde ist der Winkel zwischen den Kieferstücken am größten.

Bevor ich auf die Bewegungen am Zungenbogen eingehe, muß ich auf eine wichtige Beziehung zwischen Zungenbeinbogen und Kieferbogen hinweisen.

Der Unterkieferknorpel legt sich mit seinem hinteren Rand dem Zungenbein fest an. Auf der schematischen Fig. 20 ist das Zungenbein durch den Doppelstrich *Zb* angedeutet. Der Drehpunkt zwischen Unter- und Oberkiefer liegt nun nicht am hinteren Ende des Unterkiefers sondern ein nicht unbedeutendes Stück (besonders bei Galeus) davor. Bei der Bewegung des Unterkiefers (siehe schematische Fig. 20) von der Ausgangsstellung 1 nach 2 stemmt sich der hinterste Punkt des Skeletstückes bei x gegen das Zungenbein an, und kann natürlich nicht in die Stellung nach x_1 kommen; es muß sich um die Strecke G vom Zungenbein abhebeln und auch den Palatoquadratknorpel mit sich nehmen. Eine Entfernung des Kieferbogens vom Zungenbeinbogen ist jedoch unmöglich, da die beiden Bogen durch straffe Bänder miteinander verknüpft sind, nämlich das Ligamentum mandibulo-hyoideum und das Ligamentum maxillo-hyomandibula.

Wie nun doch eine Öffnung möglich ist, erkennt man nach Darstellung der Bewegungen am Zungenbeinbogen.

Bewegungen des Zungenbeinbogens.

Eine Tatsache von höchster Bedeutung muß an die Spitze der folgenden Betrachtungen gestellt werden: Das Hyomandibulare kann gegen den Schädel nur um eine schief von vorn und oben nach hinten und unten ziehende Achse bewegt werden, und zwar nur derart, daß das distale Ende dieses Skeletstückes sich nach vorn und unten bewegt. Exkursionen des Hyomandibulare nach hinten und oben sind infolge von Sperrvorrichtungen (Dornhai) oder Hemmungsbändern (Hundshai) gänzlich ausgeschlossen. Da der Kieferbogen mit dem Hyomandibulare verbunden ist, so kann auch der Kieferbogen von seiner Grundstellung aus — bei geschlossenem Munde — nicht nach hinten verschoben werden.



Die Bewegung des Hyoidstückes gegen das Hyomandibulare lassen sich am besten an der nebenstehenden schematischen Figur beschreiben. Denkt man sich die fünf Stücke des Zungenbeinbogens (rechtes und linkes Hyomandibulare, rechtes und linkes Hyoid, Copula) in eine Ebene ausgebreitet, so erhält man die nebenstehende Figur (Fig. 21 A). Das Hyomandibulare kann nur so bewegt werden, daß sich der Winkel zwischen ihm und der Schädelbasis verkleinert. Bewegt man das distale Ende des Hyomandibulare abwärts, so muß sich von selbst der Winkel zwischen Hyoid und Hyomandibulare vergrößern; vergrößerte sich nämlich der Winkel nicht, so müßten sich die beiden distalen Enden der Hyoidknorpel einander nähern; das können sie aber nicht, denn sie sind mit der Copula die den Enden aufliegt verbunden. Es muß daher der Zungenbeinbogen aus der Stellung *A* der schematischen Figur in die Stellung *B* übergehen.

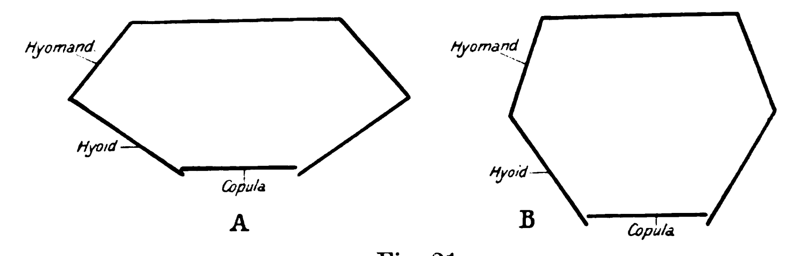


Fig. 21.
Schema zur Darstellung der Mechanik des Zungenbeinbogens. Erklärung siehe im Text.

Es ist oben ausgeführt, daß der Unterkieferknorpel so gebaut ist, daß er sich bei seiner Drehung im Gelenk an das Zungenbein anstemmen und abhebeln muß. Nun haben wir gesehen, daß der Zungenbeinbogen bei Bewegung des Hyomandibulare gewissermaßen von beiden Seiten zusammengedrückt wird und schmaler wird. In diesem Zustande schiebt sich der Zungenbeinbogen zwischen die Schenkel des Kieferbogens hinein und der Widerstand den der hintere Rand des Unterkiefers am Zungenbeinbogen bei der Öffnung findet (siehe Fig. 20) weicht. Nach dem Schnitte Fig. 15 A kann man es sich sehr gut veranschaulichen, wie das distale Ende des Hyomandibulare sich am inneren Fortsatz des Unterkiefers vorbei nach innen verschiebt: der Fortsatz beginnt sich bei der Öffnung des Mundes nach unten zu bewegen, so daß das Ende des Hyomandibulare mit dem Polster an ihm vorbeigleiten kann.

Zieht sich der M. levator hyomandibularis zusammen, so wird das distale Ende des Hyomandibulare gehoben, der Winkel zwischen

ihm und dem Hyoidstück wird verkleinert und gleichzeitig muß sich der Mund wieder schließen.

Bewegungen zwischen der Copula und den Hyoidstücken. Die Copula mit ihren schief abgeschnittenen seitlichen Rändern liegt wie ein nicht in den Bogen einbezogener Schlußstein den Enden der Hyoidstücke auf, mit denen es durch Bänder verbunden ist. Spannen sich die beiden Muskeln, die an der Copula ansetzen, an, so wird der Knorpel zwischen die freien Enden der Hyoidstücke hineingezogen, die je nach Bedarf auseinanderweichen. Spannen sich die Muskeln wechselseitig an, so kann sich die Copula wie eine Wippe auf den freien Hyoidenden bewegen.

Bewegungen des Orbitalfortsatzes des Palatoquadratums gegen den Schädel. Der Bewegungen in diesem Gelenk ist bisher nicht gedacht worden, da diese erst nach Darstellung der Veränderungen im Zungenbeinbogen verstanden werden könne. Dieser Fortsatz gleitet entsprechend seiner Form an der Schädelwandung in der Richtung von hinten und oben nach vorn und unten. Der ganze Kieferbogen wird bei der Bewegung des Hyomandibulare nach vorn und unten geschoben und dem entsprechend gleitet der Orbitalfortsatz des Palatoquadrates am Schädel entlang.

Zusammenfassende Darstellung der Kiefer-Zungenbeinbogenbewegungen. Kiefer- und Zungenbeinbogen sind in ihrer Bewegung eng aneinander geknüpft. Die Öffnung des Mundes wird eingeleitet durch eine nach vorn und unten gerichtete Bewegung des Kieferbogens und des Zungenbeinbogens. Diese Bewegung wird geführt durch die Verbindung des Hyomandibulare mit dem Schädel. Der Processus orbitalis gleitet in genannter Richtung an der Schädelwandung ab. Die Kraft diese Bewegung auszuführen liefert der kräftige Musculus levator labii superior. Mit der Öffnung des Mundes »öffnet« sich auch der Zungenbeinbogen automatisch. Nun wird die Beute aufgenommen. Der kräftige Musculus levatores (maxillae et hyomand.) treten in Tätigkeit, das Hyomandibulare wird mit großer Kraft gehoben und nach hinten zurückgezogen, die Copula preßt sich gegen den hinteren Teil der Schädelbasis an (s. Fig. 9), oder drückt die Beute gegen diese wie für die Anlage der Copula geschaffenen Fläche; durch wippende Bewegung der Copula wird das Hinunterschlucken der Beute erleichtert. Die Musculi constrictores wirken im Sinne der Schließung des Zungenbeinbogens. Der Mund wird dann geschlossen.

Der ganze Kieferapparat wird also zuerst nach vorn gewissermaßen über die Beute hinübergeschoben, dann mit großer Kraft

(mächtige Adductoren und Levatoren!) zurückgezogen und die Beute wird durch den Zungenbeinbogen, den man geradezu als Zungenbeinkiefer bezeichnen kann, gegen eine ganz bestimmte vorbereitete Fläche der Schädelbasis (nach hinten und oben gerichtet, s. Fig. 9) gepreßt.

Dieser anscheinend einfache Vorgang ist an sehr verwickeltes Zusammenarbeiten verschiedenster Einrichtungen geknüpft.

A. Luther, der eine eingehende Darstellung der vom N. trigeminus versorgten Muskulatur gibt, geht auch auf die Mechanik der Kieferbewegung ein. Allein schon der Titel seiner Abhandlung »Untersuchungen über die vom N. trigeminus innervierte Muskulatur der Selachier usw.« (Acta societatis scientiarum Fennicae, T. 36, Nr. 3, Helsingfors 1908) weist darauf hin, daß die vom N. facialis versorgte Muskulatur des Zungenbeinbogens und damit diese so wichtige Beziehung dieses Bogens zum Kiefer außer acht gelassen wurde. Seine Darstellung der Mechanik der Kieferbewegung mußte daher unvollständig bleiben. Immerhin hat er wertvolle Beobachtungen gemacht.

Zunächst spricht er von Galeus. »Drückt man bei Galeus den Unterkiefer an der Symphyse kaudalwärts und ahmt die durch die Kontraktion des M. coracomandibularis bedingte Bewegung nach, so öffnet sich das Maul und der artikulare Teil des Palatoquadratum wird gesenkt, das symphysiale Ende dieses Knorpels wird dagegen nur rostralwärts gedrängt, nicht aber gesenkt. Zieht man nun an dem frei präparierten M. praeorbitalis in seiner Längsrichtung (rostralwärts), so werden die artikulierenden Kieferenden gespreizt, zugleich aber die symphysialen Enden der Palatoquadrata ventral- und rostralwärts geschoben (vom Kranium abgehoben)«. Auf die Spreizung der artikulierenden Kieferenden legt Luther besonderen Wert, »jedes Öffnen des Maules entfernt automatisch die Gelenke voneinander, bietet also die Vorbedingung für die Protraktion der Oberkiefer«.

Spreizung der gelenkenden Kieferenden (also Entfernung derselben in horizontaler Richtung) habe ich weder an lebenden Tieren noch an frisch gefangenen an Bord der Augusta beobachten können. Solche Bewegungen sind wegen der Verknüpfung mit der Hyomandibulare, wie oben dargestellt wurde, nicht möglich. Der M. levator labii sup. (M. praeorbitalis von Luther) wirkt lediglich als Vorzieher nicht als Spreizer. Für Acanthias gilt dasselbe. Richtig ist die Darstellung von Luther, daß der Orbitalfortsatz bei der Öffnung des Mundes aus der Orbita hinabgleitet und daß der ganze Kiefer nach rostral und ventral verschoben wird.

Vergleichend-anatomische Schlußbemerkung.

Man unterscheidet bei den Knorpelfischen bekanntlich drei Arten der Verknüpfung des Zungenbeinbogens mit dem Kieferbogen.

Die erste findet sich bei den phylogenetisch alten Haien, den Notidaniden, wofür Hexanchus und Heptanchus Beispiele abgeben. Hier stellt der Zungenbeinbogen eine dünne gegliederte Knorpelspange dar, die sich dicht an den Kieferbogen legt und von diesem von der Seite fast vollständig bedeckt ist. Eine wesentliche Bedeutung für die Mechanik der Kiefer besitzt der Zungenbeinbogen hier nicht. Bei dieser Gruppe befestigt sich das Palatoquadratum am Postorbitalfortsatz des Schädels.

Bei der zweiten Gruppe, zu der Acanthias und Galeus gehören, ist der mächtig Zungenbeinbogen eng an den Kieferbogen geknüpft und in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt. Die Bewegung des Hyomandibulare beeinflußt wesentlich die Mechanik der Kiefer; Hyoid und Copula sind gewissermaßen zu einem Zungenbeinkiefer umgestaltet.

Bei der dritten Gruppe endlich, den Rochen, hat sich das Hyomandibulare vollständig von dem ventralen Abschnitt des Zungenbeinbogens, der in das Kiemenskelet einbezogen wird, getrennt, und ist ganz in den Dienst der Kiefer getreten. Das Hyomandibulare trägt hier ganz allein den Kieferbogen, der keine unmittelbare Verbindung mit dem Schädel mehr besitzt.

Ziehen wir die Rochen in den Kreis der Betrachtung, so ergibt sich, daß in erster Linie das Hyomandibulare für die Mechanik der Kiefer von Bedeutung ist. Durch seine Bewegung (distales Ende nach rostral und ventral) wird der Kieferbogen schnauzenartig vorgestülpt. Entnimmt man einen frisch gefangenen Rochen dem Netze und betrachtet ihn von der Bauchseite, so fällt am meisten das mächtige »arbeiten« der Kiefer auf. Der breite in der Ebene des Bauches liegende Mund wird weit vorgestülpt (indem sich das distale Ende des Hyomandibulare nach vorn und bauchwärts schiebt) und die beiderseitigen Ober- und Unterkieferhälften knicken sich in der Medianlinie zueinander ab.

Ich erblicke den Wert der Verknüpfung des Hyomandibulare mit den Kiefern eben in diesem Vermögen, den Mund vorzustülpen. Eine Nahrungsaufnahme wäre ohne das zu mindest bei den Rochen sehr erschwert, wenn nicht unmöglich gemacht.

Wirft man einen Blick auf die Gesamtheit der Knorpelfische, so erkennt man sofort, daß bei denjenigen Formen das Hyomandibulare mehr oder weniger vollständig in den Dienst der Kiefer getreten ist, bei denen sich die Mundspalte ventral befindet. Bei den Notidaniden, denen diese Verknüpfung mangelt, liegt die Mundspalte fast rostral, bei den Rochen hingegen, hat die Mundspalte die äußerste ventrale Lage erreicht und hier ist das Hyomandibulare vollständig in den Dienst der Kiefer getreten.

Es sind die Formen und Gruppen mit nektonischer Lebensweise, deren Mundspalte rostral gelegen ist; diejenigen mit benthonischer Lebensweise besitzen eine ventrale Lage des Mundes. Sieht man von diesem Gesichtspunkte das GEGENBAURsche Buch durch, so erkennt man sofort, daß ein großes im Dienst der Kiefer stehendes Hyomandibulare an die ventrale Lage des Mundes geknüpft ist. Diese Verknüpfung ist durch die Lage des Mundes bestimmt, die ihrerseits eine Folge der benthonischen Lebensweise ist. Sehr fein ist die Bemerkung, die LUTHER hat auf Seite 41 seiner genannten Abhandlung über die Abhängigkeit des M. levat. lab. (M. praeorbitalis) von der Beschaffenheit des Mundes macht. Die Befunde »berechtigen zur Aufstellung der Regel, daß bei Haien mit horizontal gerichteter Mundspalte eine Korrelation zwischen der Ausdehnung der letzteren in rostrokaudaler Richtung und der Ausbildung des M. praeorbitalis besteht; bei kleiner Mundspalte erreicht der Muskel ansehnliche Dimensionen, bei ausgedehnter treten an ihm mehr oder weniger deutliche Rückbildungserscheinungen auf«. Die kleine Mundspalte liegt bei Haien ventral, die ausgedehnte rostral, letztere findet sich z. B. bei den Notidaniden, erstere bei Acanthias.

Die Verbindung des Hyomandibulare gestaltet die Form des Palatoquadratums um. Wir haben gesehen, daß das Hyomandibularkopfgelenk und die Verbindung des Orbitalfortsatzes des Palatoquadratums mit dem Schädel in direkter Abhängigkeit voneinander stehen. Wo keine Kiefer-Hyomandibularverbindung vorhanden ist, fehlt der Orbitalfortsatz. Bei den Rochen ist er verloren gegangen, da hier der Kieferbogen in keiner unmittelbaren Verbindung mit dem Schädel mehr steht. Man kann daher diesen Fortsatz nicht als einen ursprünglichen Teil des Visceralskeletes, als das »Pharyngomandibulare« ansprechen, sondern muß es funktionell verstehen in seiner Abhängigkeit von Hyomandibulare. Findet man also bei gewissen Ganoiden an Stelle des Orbitalfortsatzes ein Knorpel-

stück, so ist zuerst zu fragen, welche funktionelle Bedeutung es besitzt und wie es sich von diesem Gesichtspunkt aus erklären läßt. Ich halte es für abwegig, jedes Skeletstück das man bei dieser Gruppe findet, bei jener aber vermißt, sofort in einen »pylogenetisch spekulativen« Rahmen einzuspannen und naheliegende Erklärungsmöglichkeiten außer acht zu lassen. Wir können daher nicht anerkennen, daß vereinzelte Knorpelstücke die man im Bereich der Kiefer findet, ohne weiteres zur Ableitung der Kiefer von typischen Visceralskelet herangezogen werden. An einem besonderen Beispiel, dem Orbitalfortsatz ist das dargestellt worden.

Zum Schluß sei mit wenigen Worten auf die eingangs gestreifte Frage eingegangen, ob Kieferbogen oder Kiemenbogen die primitive Form der Schlundbogen darstellen. Wir sind der Meinung, daß Kiefer- und Kiemenbogen selbständig ihre Wege gegangen sind; man kann nicht das eine von dem anderen ableiten. Wir kennen die ursprünglichen Verhältnisse nicht, wir können nur mutmaßen. Ich kann es mir schwer vorstellen, daß der Kieferbogen einst gegliedert war wie ein Kiemenbogen. Wir versagen es uns auf diese Fragen näher einzugehen, die wir nur spekulativ angehen können, obgleich nicht verkannt wird, daß das von größtem Nutzen sein kann.

Was das Zungenbein anbetrifft, so kann man es sich wohl vorstellen, daß es den Kiemenbogen sehr ähnlich gewesen ist. Die von Severetzoff angeführten Tatsachen können möglicherweise in dieser Richtung verwertet werden.

Ich hoffe endlich, daß diese Abhandlung in der vergleichend-anatomische Betrachtungen und mechanistische Überlegungen miteinander verknüpft sind, nicht dazu führen wird, daß der vergleichende Anatom sagt, »der Verfasser ist vielleicht ein brauchbarer Gelenkmechaniker, aber ein schlechter vergleichender Anatom« und der Gelenkmechaniker »vielleicht ein guter vergleichender Anatom, aber ein schlechter Gelenkmechaniker«, sondern daß zum Bewußtsein gebracht wird (wie E. Jacobshagen sagt, Anat. Anzeiger Bd. 56 Nr. 4/5) »wie sehr doch die einzelnen Zweige der Anatomie aufeinander angewiesen sind, und ferner, daß die Zeit rivalisierender Forschungsrichtungen, wie sie die letzte Hälfte des vorigen Jahrhunderts — oft durch dürftiges Flitterwerk verdeckt — besonders charakterisiert, für uns Jüngere eine historische geworden ist«.

*(Aus der Chirurgischen Universitätsklinik zu München.
Vorstand: Geheimrat Prof. Dr. F. Sauerbruch.)*

Experimenteller Beitrag zur Kenntnis der rein muskulären Schrumpfung.

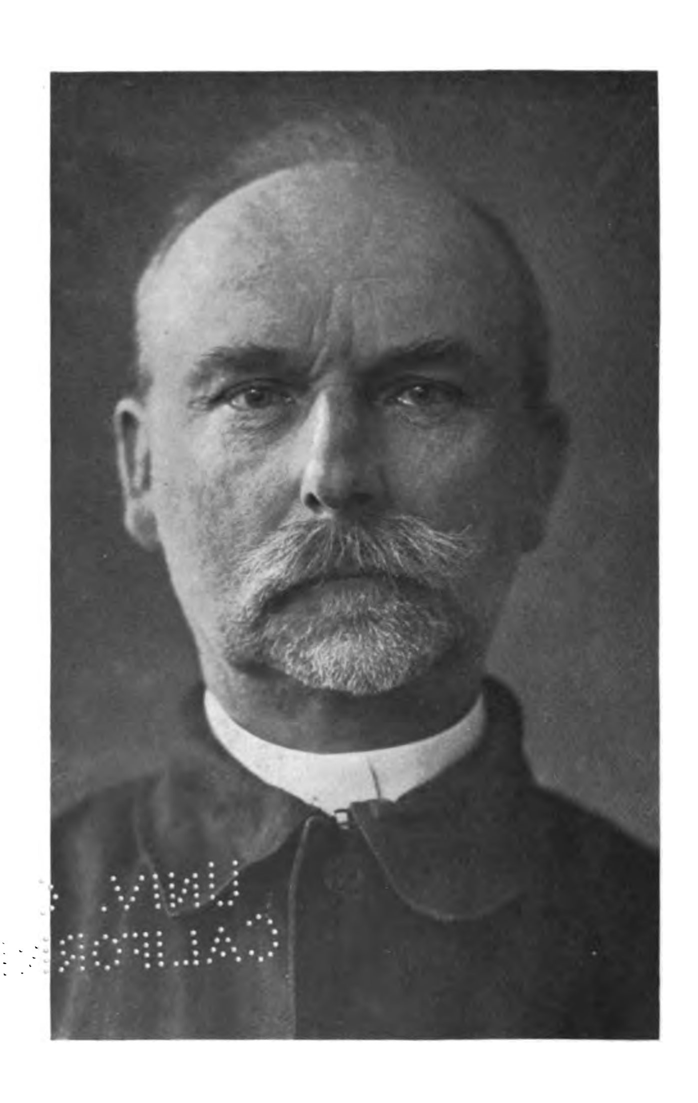
Von

Wilhelm Fick.

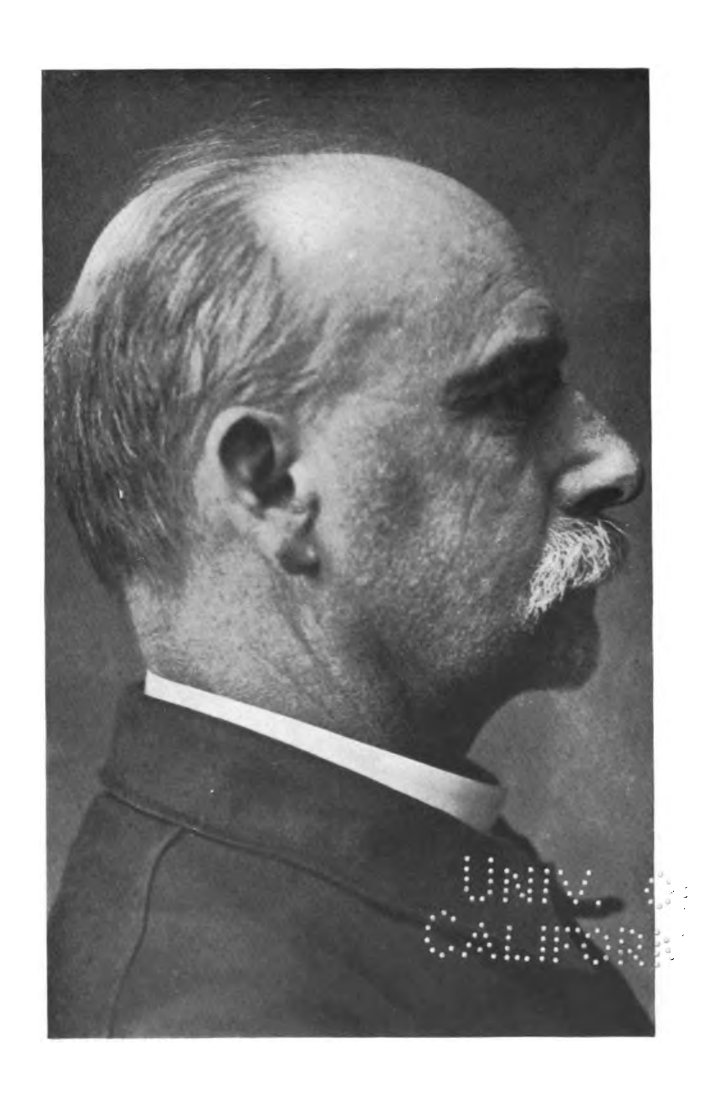
Der Verfasser war im vergangenen Jahre längere Zeit schwer erkrankt. Trotzdem hat er es sich nicht nehmen lassen, einen Beitrag zu dieser, seinem Vater zum 60. Geburtstage gewidmeten Festschrift zu liefern.

Leider waren an der Arbeit in letzter Zeit noch größere Änderungen nötig. Da Herr Geheimrat Sauerbruch durch reichliche klinische Tätigkeit verhindert war, die von ihm gewünschten Änderungen vornehmen zu lassen, so kann die Arbeit erst in einem späteren Band der Zeitschrift erscheinen.

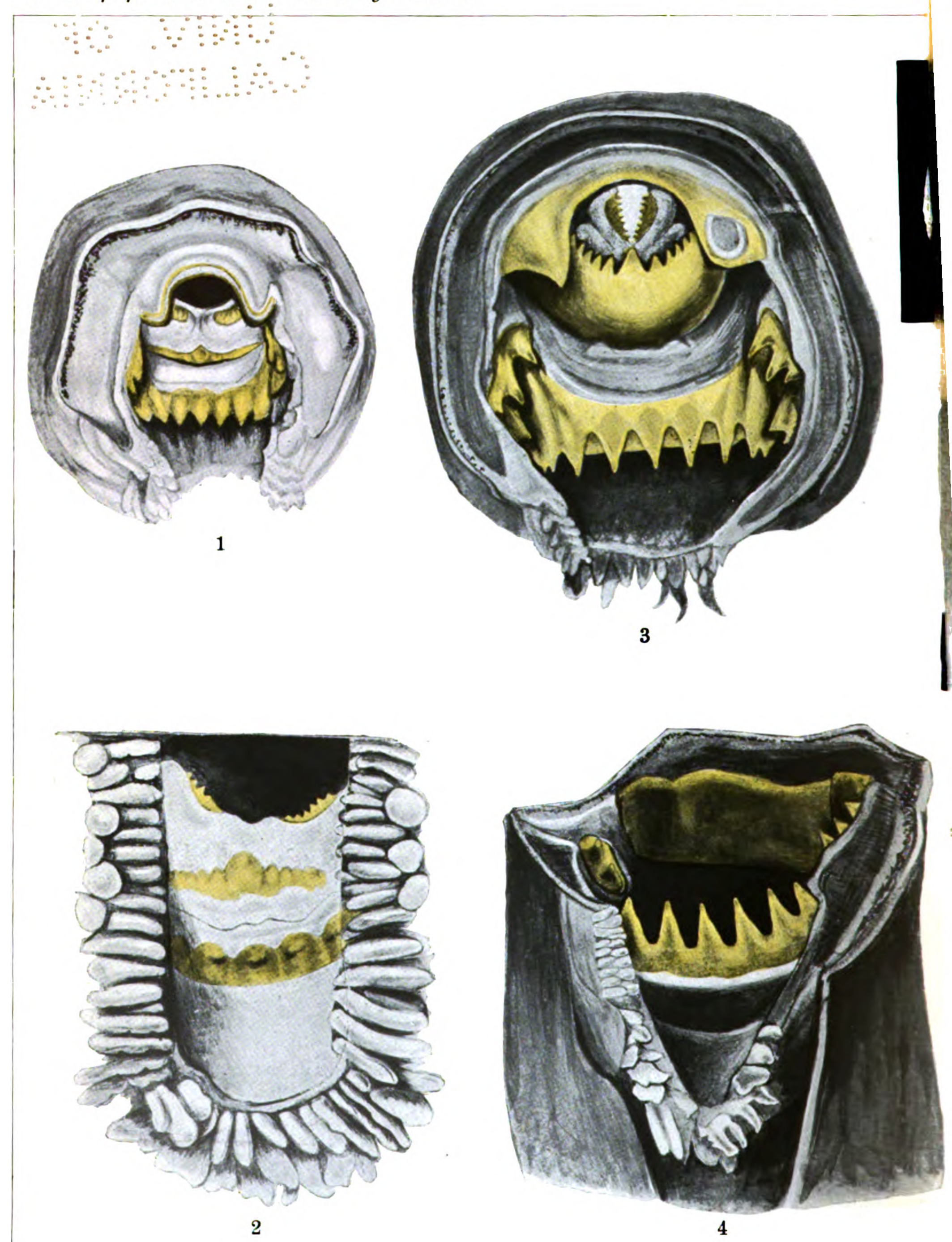
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



Akademische Verlagsge

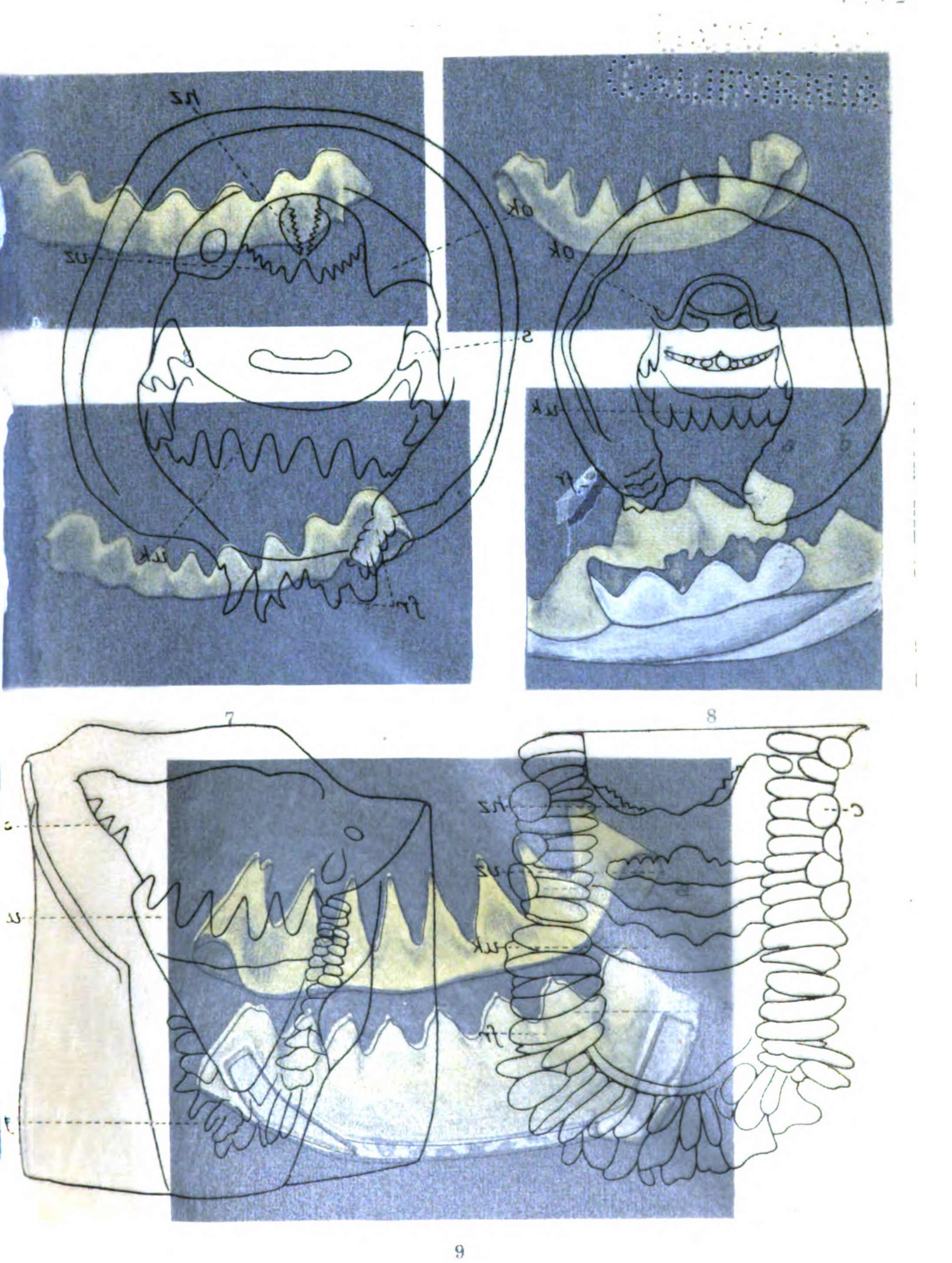


:haft m. b. H., Leipzig.



Weissenberg.

Akademische Verlagsges



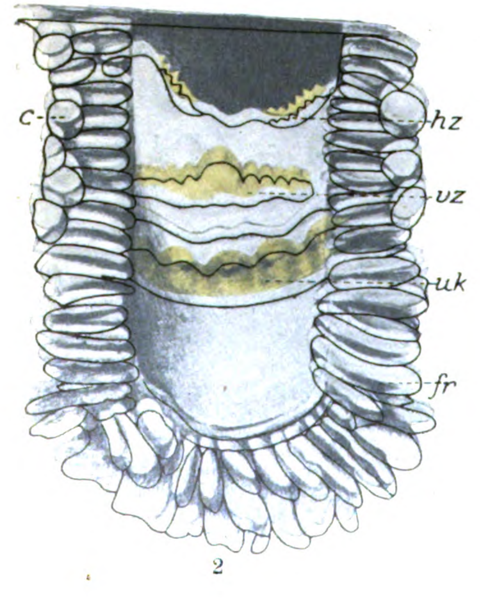
m. b. H., Leipzig

ok
uk
fr

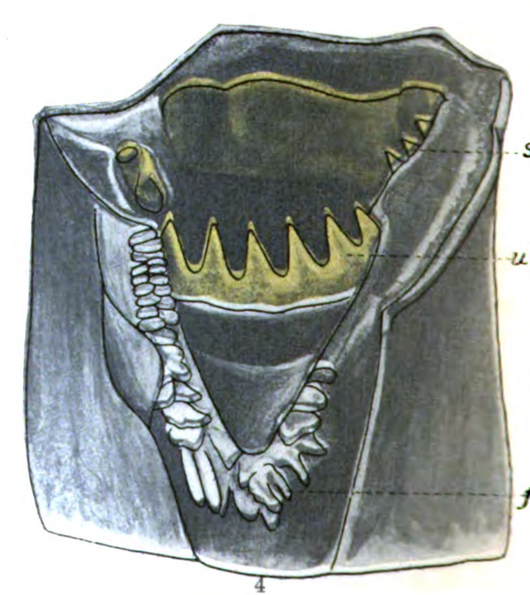
1

hz
ok
uz
s
uk
fr

3



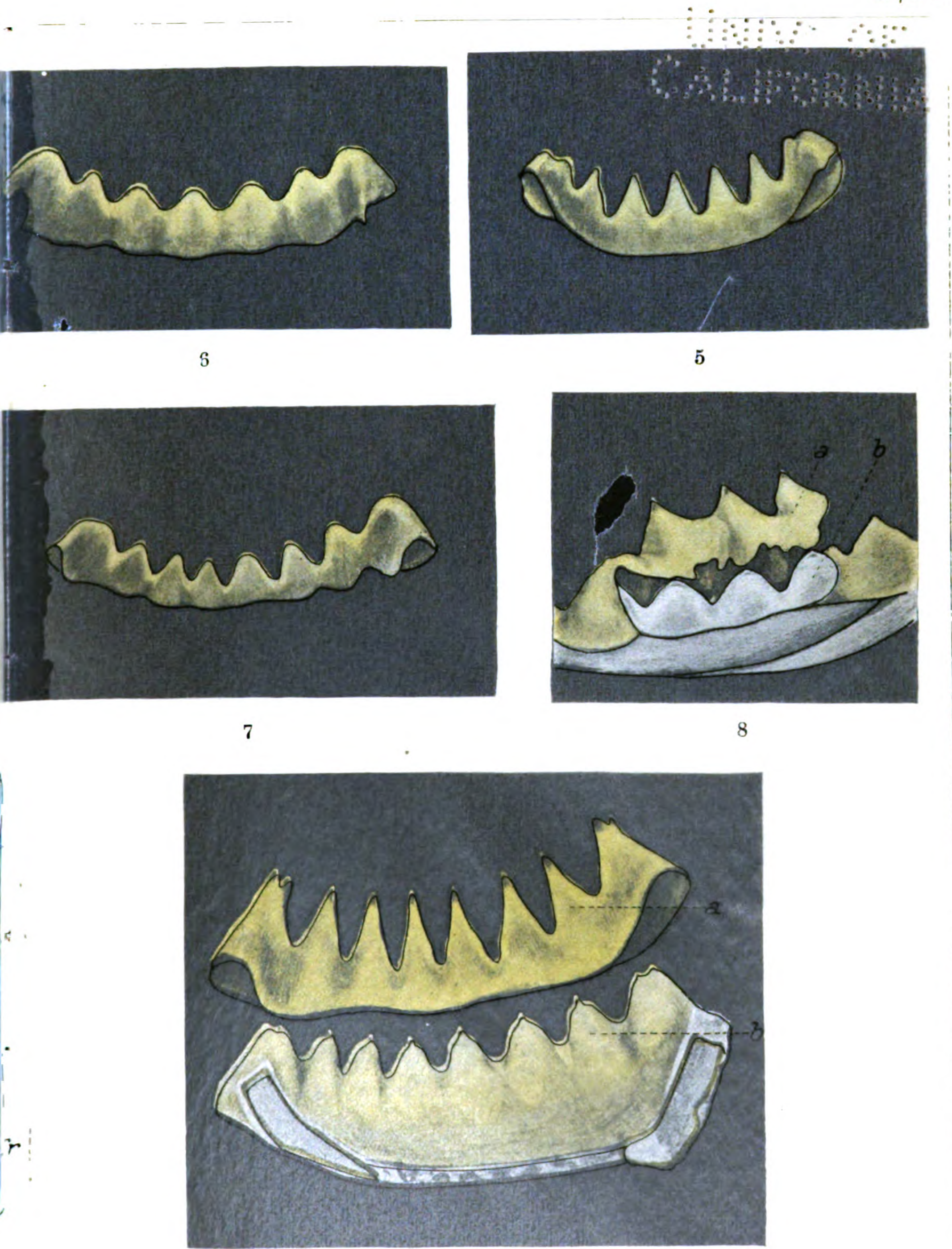
2



4

Weissenberg.

Akademische Verl...



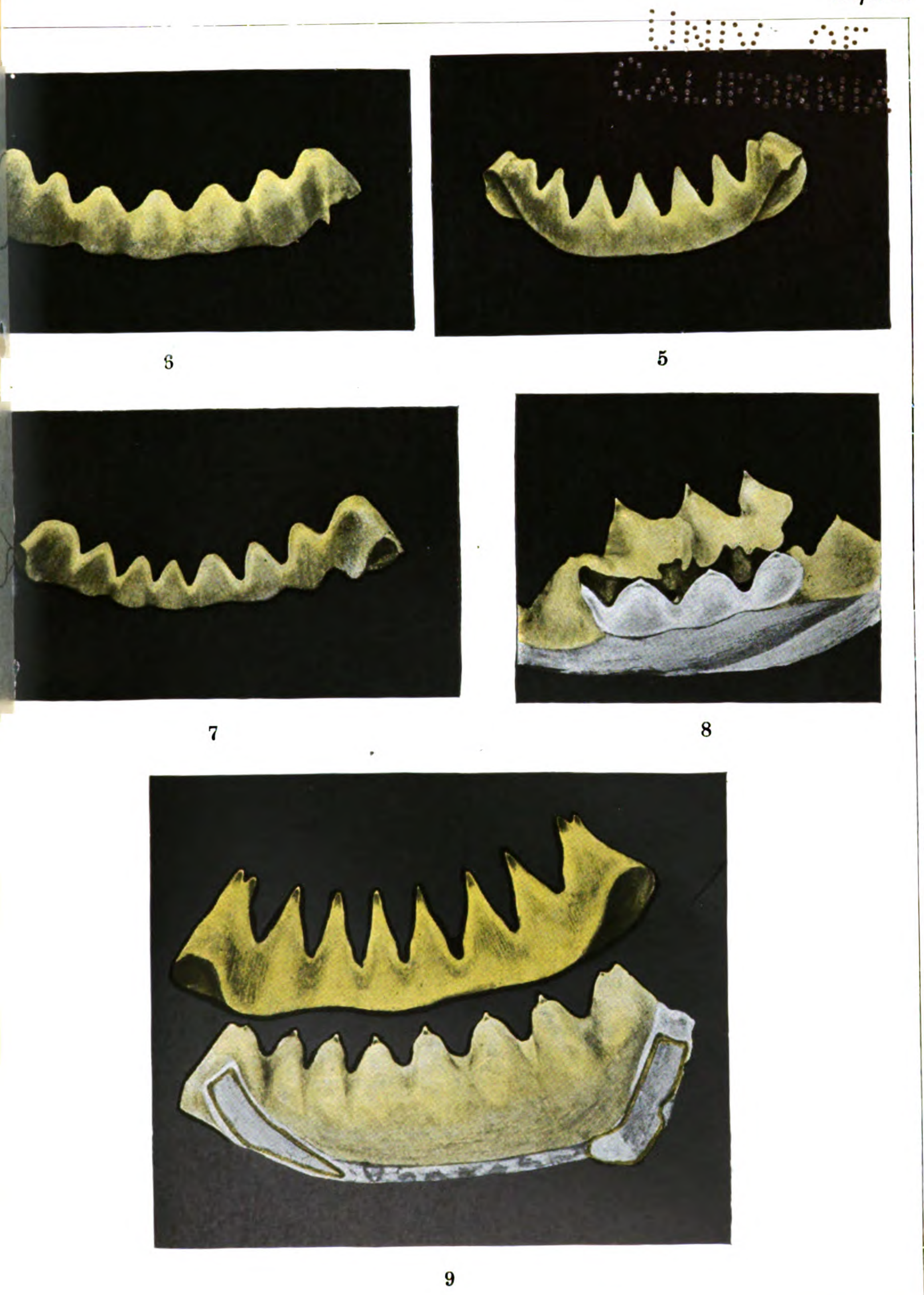
6 5 7 8 9

·lschaft m. b. H., Leipzig



Weissenberg.

Akad.



aft m. b. H., Leipzig

Zeitschrift f. mikr. anat. Forsch. Bd. 5.

II

Kl.Da.

E.i.

W

W

E.i.

gr.Da.

Ch.

Ao

Sa.

d.W.

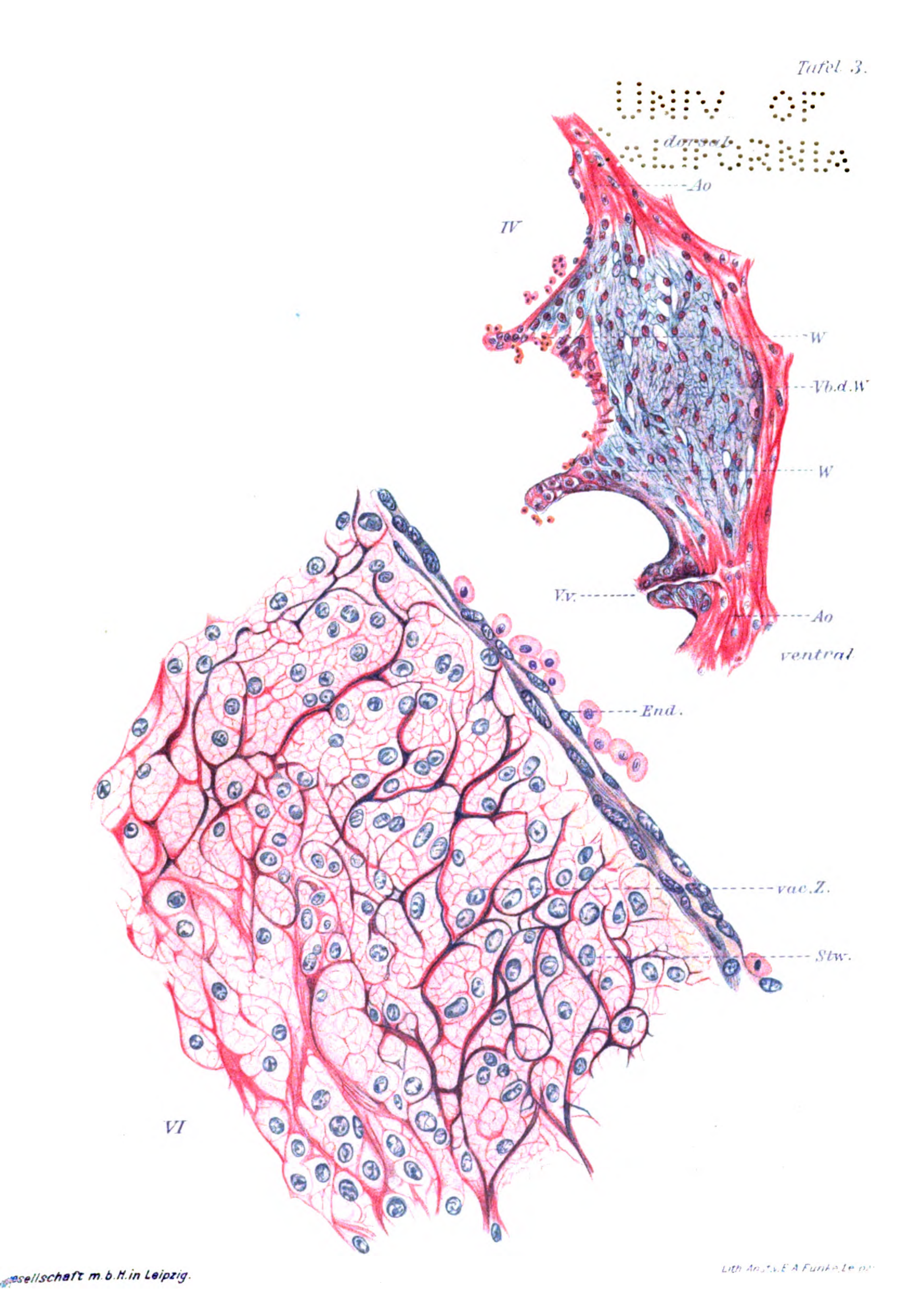
I

v.W.

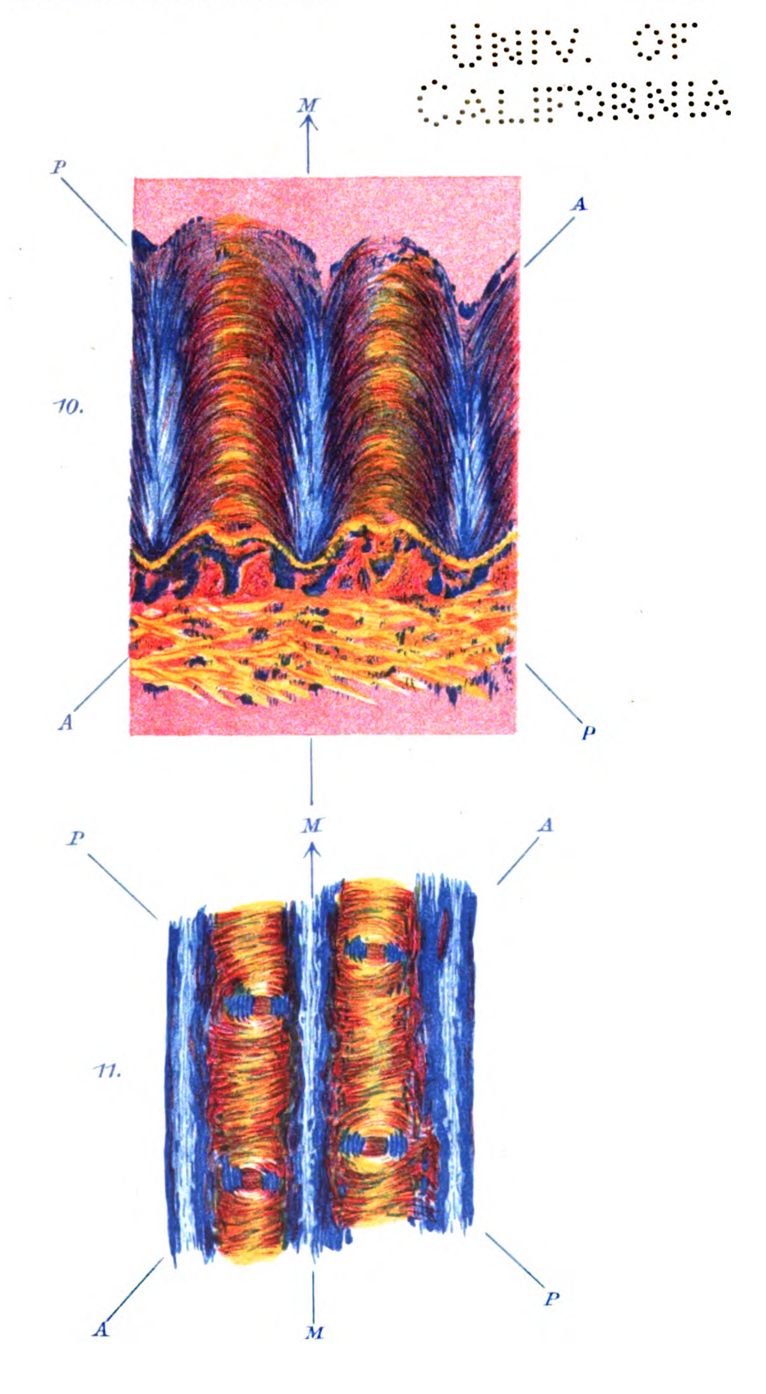
Ao

Keibel

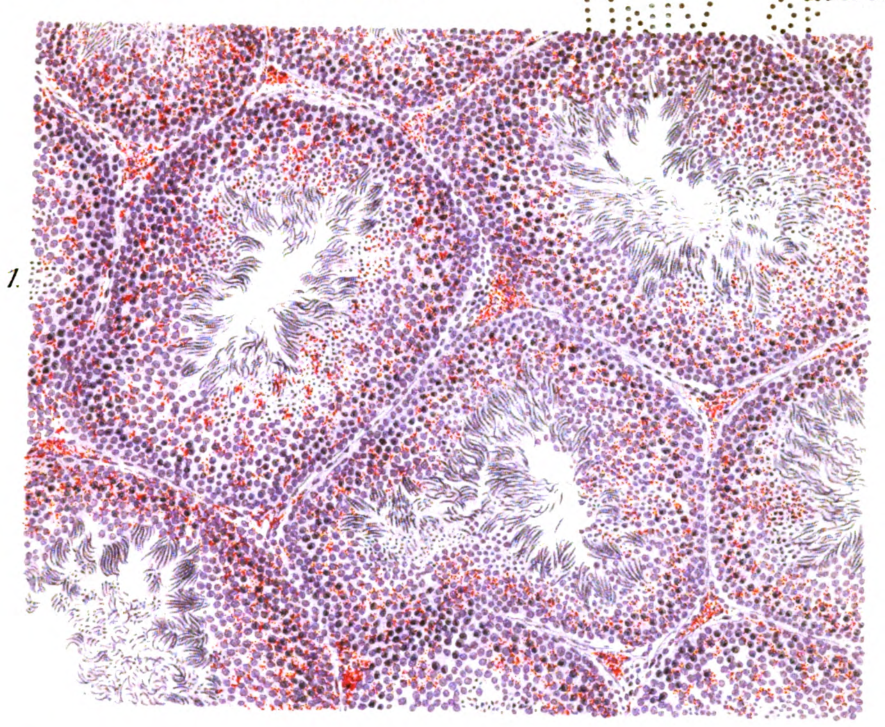
Akademische Verlagsge



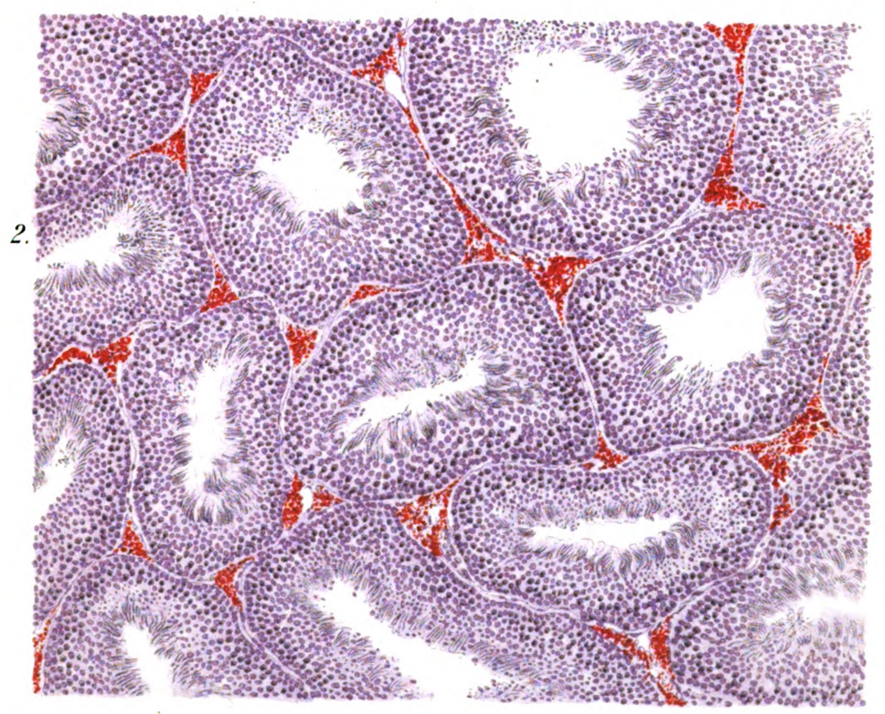
...esellschaft m.b.H.in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.


M
P
A
10.
A
P
M
P
A
11.
A
M
P

1.



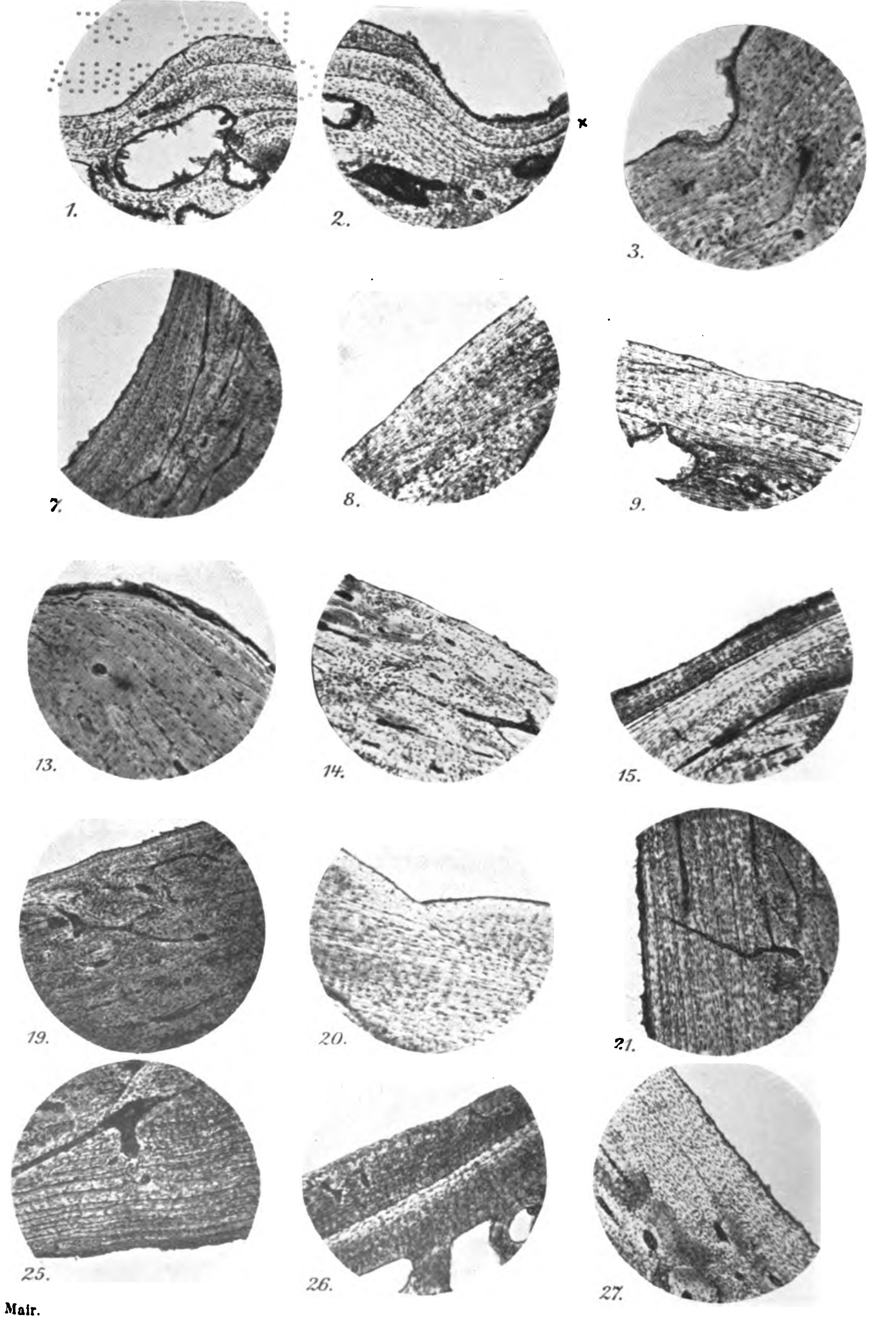
2.



Stieve

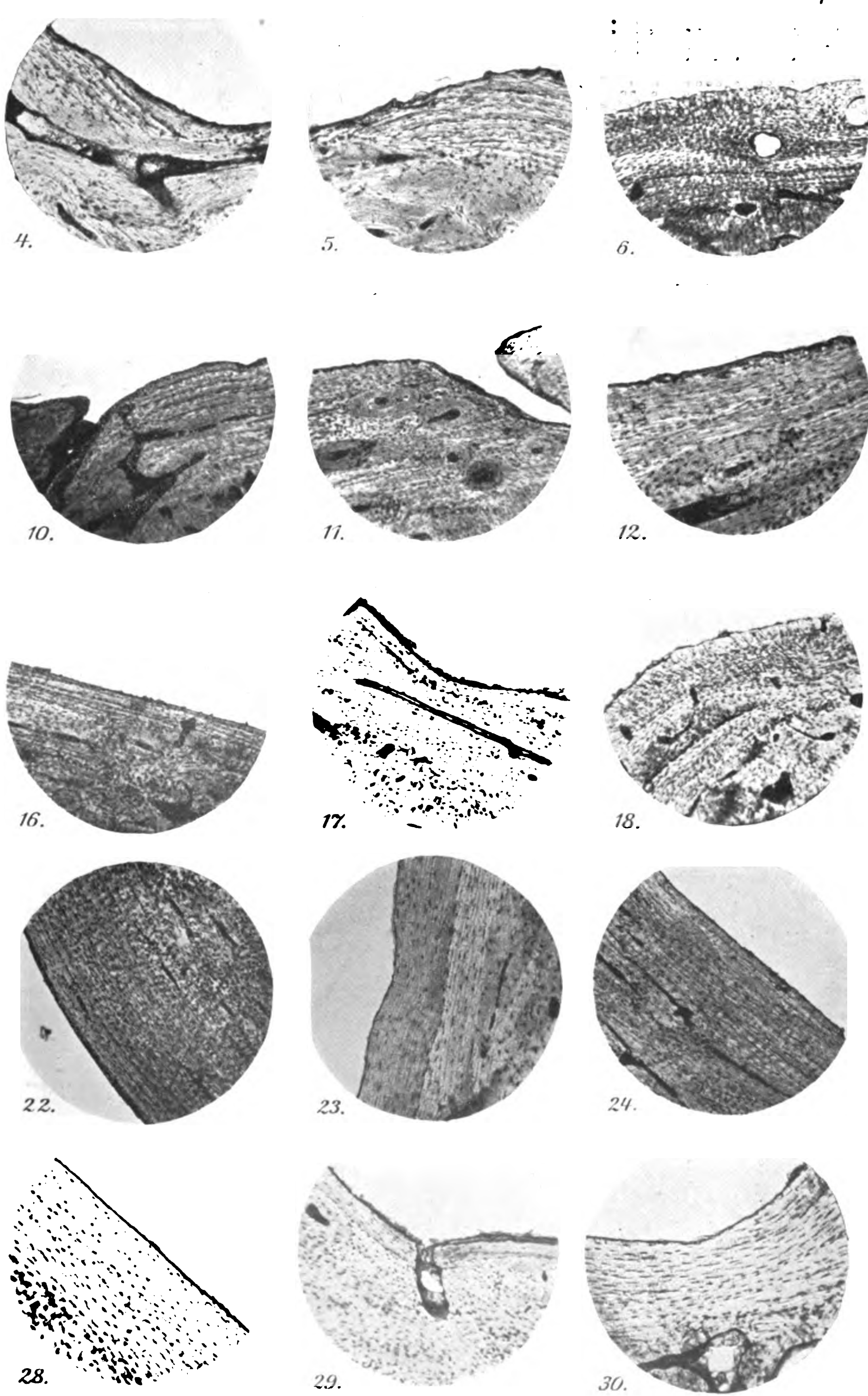
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

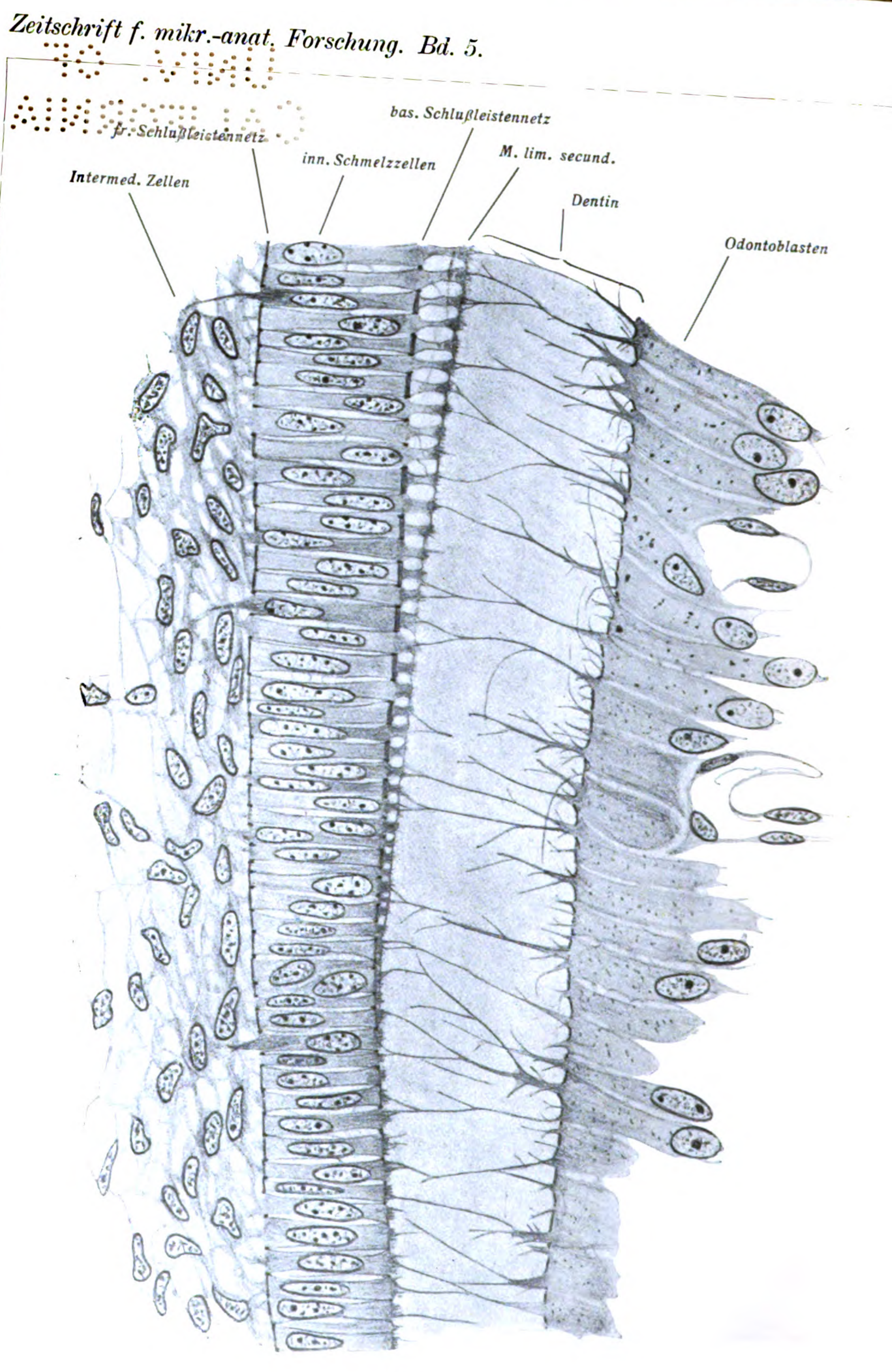


Mair.

Akademische Verlagsgese…



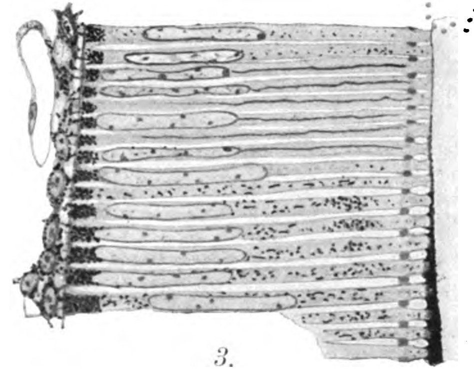
schaft m. b. H., Leipzig.



2.

Held gez.

Akademische Verlagsgese



3.

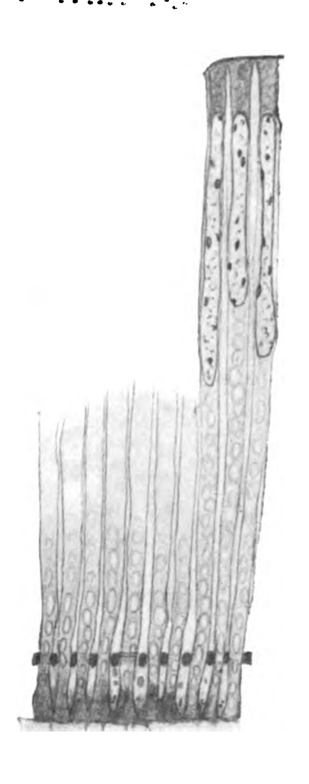
1.

Odontoblasten

inn. Schmelzzellen

M. lim. access.

...llschaft m. b. H., Leipzig.



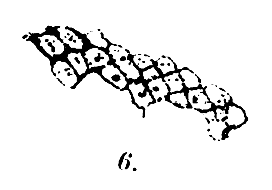
4.



7.



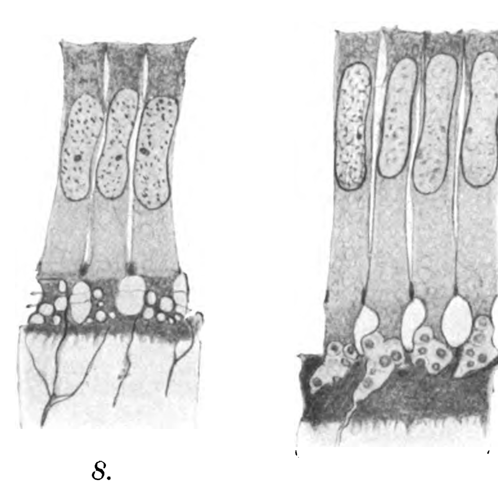
5.



6.

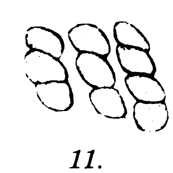
Held gez.

Akademische Verlagsges

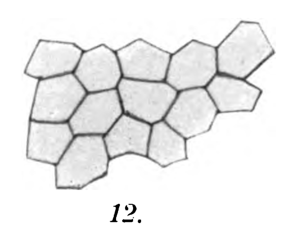


8.

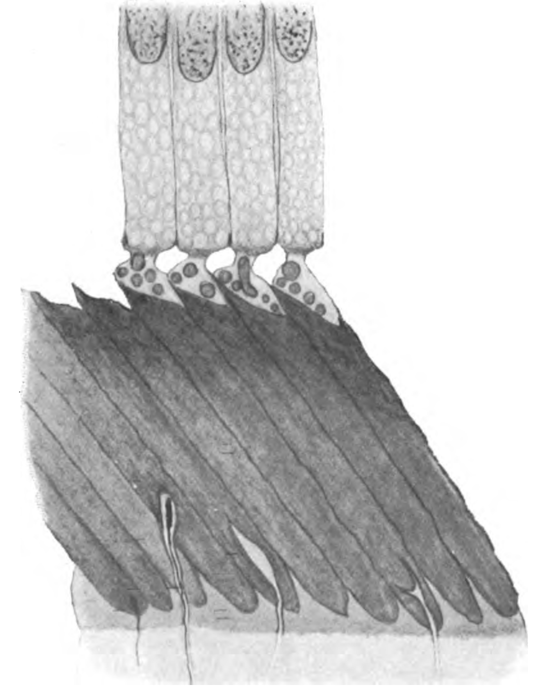
9.



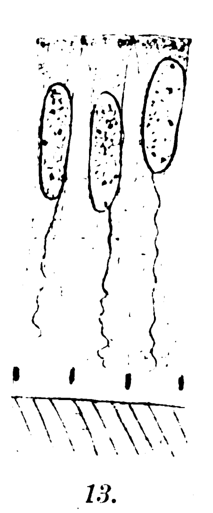
11.



12.

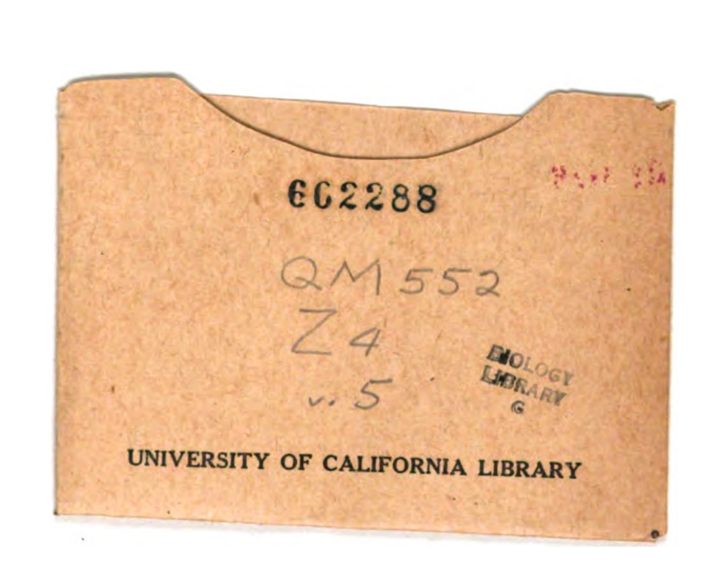


10.



13.

...llschaft m. b. H., Leipzig.


662288
QM552
Z4
v.5
BIOLOGY
LIBRARY
G
UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY



